

SÉRIE A, 1182

N^o D'ORDRE :

2047

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Paul RODE

PRÉPARATEUR A L'ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES
CHEF DE TRAVAUX A L'INSTITUT DES RECHERCHES AGRONOMIQUES

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR L'ORGANE SENSORIEL LATÉRAL DES
TÉLÉOSTÉENS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 24 janvier 1929 devant la Commission d'examen.

Président : MM. ÉT. RABAUD

Examineurs { DEREIMS
COMBES

PARIS

Edition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1929

SÉRIE A, 1182

N^o D'ORDRE :

2047

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Paul RODE

PRÉPARATEUR A L'ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES
CHEF DE TRAVAUX A L'INSTITUT DES RECHERCHES AGRONOMIQUES

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR L'ORGANE SENSORIEL LATÉRAL DES
TÉLEOSTÉENS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 24 janvier 1929 devant la Commission d'examen.

Président : MM. ÉT. RABAUD

Examineurs { DEREIMS
COMBES

PARIS

Edition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1929

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyens honoraires.. P. APPELL, M. MOLLIARD.

<i>Profess. honoraires</i> ..	{	V. BOUSSINESQ.	A. FERNBACH.
		A. JOANNIS.	A. LEDUC.
		H. LE CHATELIER.	R. DONGIER.
		H. LEBESGUE.	E. HÉROUARD.

<i>Professeurs</i>	{	ÉMILE PICARD.....	Analyse supér. et algèbre supérieure.
		G. KOENIGS.....	Mécanique physique et expérimentale
		E. GOURSAT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
		P. JANET.....	Electrotechnique générale.
		F. WALLERANT.....	Minéralogie.
		H. ANDOYER.....	Astronomie.
		P. PAINLEVÉ.....	Mécanique anal. et mécanique céleste
		GABRIEL BERTRAND.....	Chimie biologique.
		M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale et radioactivité.
		M. CAULLERY.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés)
		G. URBAIN.....	Chimie générale.
		ÉMILE BOREL.....	Calcul des probabilités et phys. mathém.
		L. MARCHIS.....	Aviation.
		JEAN PERRIN.....	Chimie physique.
		RÉMY PERRIER.....	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
		H. ABRAHAM.....	Physique.
		M. MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
		E. CARTAN.....	Géométrie supérieure.
		L. LAPICQUE.....	Physiologie générale.
		E. VESSIOT.....	Théorie des fonct. et th. des transf.
		A. COTTON.....	Physique générale.
		J. DRACH.....	Application de l'analyse à la géométrie.
		CHARLES FABRY.....	Physique.
		CHARLES PEREZ.....	Zoologie.
		LÉON BERTRAND.....	Géolog. structurale et géolog. appliquée.
		R. LESPIEAU.....	Théories chimiques.
		E. RABAUD.....	Biologie expérimentale.
		P. PORTIER.....	Physiologie comparée.
		E. BLAISE.....	Chimie organique.
		P. A. DANGEARD.....	Botanique.
P. MONTEL.....	Mécanique rationnelle.		
P. WINTREBERT.....	Anatomie et histologie comparées.		
O. DUBOSEQ.....	Biologie maritime.		
G. JULIA.....	Mathématiques générales.		
A. MAILHE.....	Etude des combustibles.		
L. LUTAUD.....	Géogr. physique et géol. dynamique.		
EUGÈNE BLOCH.....	Physique théorique et phys. céleste.		
HENRI VILLAT.....	Mécanique des fluides et applications.		
CH. JACOB.....	Géologie.		
P. PASCAL.....	Chimie appliquée.		
N.....	Chimie minérale		



E. PECHARD.....	Chimie (Ens. P. C. N.)	G. BRUHAT.....	Physique.
V. AUGER.....	Chimie analytique.	H. MOUTON.....	Chimie physique.
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.	L. JOLEAUD.....	Paléontologie.
A. GUILLET.....	Physique.	M. JAVILLIER.....	Chimie biologique.
C. MAUGUIN.....	Minéralogie.	A. DUFOUR.....	Physique (P. C. N.).
L. BLARINGHEM.....	Botanique	F. PICARD.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
A. MICHEL-LÉVY.....	Pétrographie.	ROBERT-LÉVY.....	Zoologie.
A. DEREIMS.....	Géologie.	L. DUNOYER.....	Optique appliquée.
A. DENJOY.....	Calcul diff. et int.	A. GUILLIERMOND.....	Botanique (P. C. N.).
H. BÉNARD.....	Physique (P. C. N.).	A. DEBIERNE.....	Radioactivité.
E. DARMOIS.....	Physique.		

Secrétaire DANIEL TOMBECK

Paul RODE

Préparateur à l'Ecole pratique des Hautes Études,
Chef de travaux à l'Institut des Recherches agronomiques

RECHERCHES SUR
L'ORGANE SENSORIEL LATÉRAL
DES TÉLÉOSTÉENS

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	2
I. ÉTAT DE LA QUESTION	4
A. — <i>Rappel des travaux publiés et des résultats obtenus.</i> . .	4
B. — <i>Plan suivi dans ce travail.</i>	7
C. — <i>Technique</i> : 1. Embryologie; 2. Histologie; 3. Méthodes d'inclusion; 4. Méthodes de coloration.	9
II. ANATOMIE	12
A. — <i>Les nerfs craniens du Poisson</i> : 1. Trijumeau; 2. Facial; 3. Acoustique; 4. Glosso-pharyngien; 5. Vago-spinal	13
B. — <i>Le système sensoriel latéral de la tête</i>	17
C. — <i>Le système sensoriel latéral du corps</i> : 1. Les écailles latérales; 2. Les organes sensoriels; 3. Canal latéral et nerf latéral	19
D. — <i>Comparaison de diverses espèces de Poissons au point de vue de leur ligne latérale</i>	23
E. — <i>Relations entre le nerf latéral et la moelle épinière</i>	28
F. — <i>Les canaux latéraux.</i> Entelurus æquorus	30
G. — <i>Les organes latéraux.</i> Dimensions des organes latéraux. .	34
III. PALÉONTOLOGIE	36
A. — <i>Placodermes et Arthrodires</i>	37
B. — <i>Les autres poissons fossiles</i>	40
C. — <i>Conclusion.</i>	42
IV. HISTOLOGIE	43
A. — <i>Dispositions variables de la ligne latérale, d'après Paul de Sède de Liéoux</i>	44

	Pages
B. — <i>Organe latéral de l'Épinoche</i>	45
C. — <i>Organe latéral de l'alevin de Truite</i>	45
D. — <i>Organe latéral de la Truite adulte</i>	47
E. — <i>Organe latéral de l'Anguille</i>	49
V. EMBRYOLOGIE	50
A. — <i>Développement embryonnaire proprement dit</i>	51
B. — <i>Développement post-embryonnaire</i>	54
VI. PHYSIOLOGIE	58
A. — <i>Destruction de la ligne latérale</i>	59
B. — <i>Recherche du stimulus de la ligne latérale</i>	64
C. — <i>Influence des vibrations sur les organes de la ligne latérale. L'appareil employé</i>	67
D. — <i>Résultats obtenus</i>	69
VII. CONCLUSIONS GÉNÉRALES	75
A. — <i>Rappel des résultats obtenus</i>	76
B. — <i>Vue d'ensemble des résultats</i>	77
C. — <i>Comparaison de l'organe sensoriel latéral du poisson avec celui du Batracien</i>	79
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	82

INTRODUCTION

Lorsque j'ai commencé à m'occuper de la ligne latérale, mon but était bien plutôt de me limiter à la partie embryologique que d'examiner la question dans son ensemble. Je me mis à étudier la ponte et les alevins de Truite, mais en raison des premiers résultats obtenus j'étendis mes recherches bibliographiques sur tout le problème de la ligne latérale.

En parcourant la littérature très fournie de cette question, je m'aperçus que si les auteurs et expérimentateurs avaient, en grand nombre, essayé de la résoudre, bien des contradictions et des incertitudes subsistaient encore. Je remarquai, surtout, qu'on avait étudié la ligne latérale par fragments, pourrait-on dire. Les anatomistes se sont bornés à un exposé purement descriptif, soit des canaux latéraux, soit de la distribution nerveuse ; et les physiologistes se sont cantonnés dans l'expérimentation, sans presque jamais chercher, les uns et les autres, à poser le problème et surtout à le résoudre en coordonnant les résultats des diverses techniques des Sciences Naturelles.

C'est précisément ce que j'ai voulu faire dans ce travail. En étendant mes recherches aux diverses questions que pose l'étude de la ligne latérale, j'ai repris les résultats obtenus précédemment et j'ai cherché à approfondir quelques points, principalement en histologie, embryologie, et physiologie. J'ai tenté, en conséquence, de relier les résultats que j'obtenais ainsi, sans négliger d'examiner si la Paléontologie ne pourrait pas apporter quelques faits intéressants.

C'est donc la question de la ligne latérale dans son ensemble que je présente ici, véritable monographie, menant à l'interprétation personnelle que des faits et des expériences nouvelles me permettent de donner.

En dépit de leur importance, les recherches sur la ligne latérale n'exigent pas un long exposé. Ne convenait-il pas, en effet, de s'attacher surtout aux faits essentiels, en négligeant les trop longues descriptions, les détails et les énumérations fastidieuses qui font trop souvent, d'un ouvrage, une succession de termes zoologiques dans lesquels le véritable sujet est noyé ? J'ai fait appel à la systématique, seulement pour me fournir les exemples et les termes dont j'avais besoin.

Cette étude exigeait de longues recherches et beaucoup de temps. J'y ai consacré tout celui que me laissaient libre des occupations étrangères au labeur scientifique. J'ai fait de mon mieux pour présenter un travail original, sur un problème déjà fort ancien, très discuté et difficile à résoudre.

En terminant ce mémoire, qui marque la fin de ma présence assidue au laboratoire de Biologie expérimentale de la Sorbonne, qu'il me soit permis de témoigner ma très grande et très affectueuse gratitude à M. le Professeur Etienne RABAUD qui m'a accueilli, il y a quatre ans déjà, dans ce laboratoire et qui n'a cessé de me témoigner ses encouragements et ses conseils bienveillants.

Je remercie également tous ceux qui m'ont aidé dans mes recherches et facilité mon travail, et tout particulièrement M. le Professeur DUBOSCQ, auprès duquel j'ai trouvé, au laboratoire de Banyuls-sur-Mer, un accueil si cordial.

Paris, le 20 juin 1928.

I. — ETAT DE LA QUESTION

Si je voulais examiner avec quelques détails tout ce qui a été fait et écrit sur la ligne latérale, il me faudrait donner plus d'importance à la bibliographie qu'à tout le reste de mon travail. Un très grand nombre d'auteurs ont fait des recherches sur le sujet lui-même et, en outre, beaucoup d'autres, en étudiant l'anatomie des Poissons ou même, d'une façon plus générale, l'anatomie et l'embryologie des Vertébrés, se sont arrêtés sur cette question et ont cherché à la résoudre.

A. — Rappel des résultats obtenus.

Et cependant, dans le nombre considérable de traités, mémoires ou simples notes où il faut puiser, il y en a vraiment bien peu qui aient une portée générale : la plupart des auteurs, comme je l'ai déjà indiqué, ont fait des recherches sur des points de détail, se bornant à des descriptions anatomiques particulières ; les travaux d'ensemble sont rares.

En 1898 COLE, dans son mémoire : « On the structure and morphologie of the cranial nerves and lateral sense organs of fishes » donne une bibliographie de 229 titres ; depuis, la liste s'est considérablement augmentée. Je mentionnerai chronologiquement les principaux d'entre eux en indiquant les résultats obtenus et les théories émises.

En 1785, MONRO fait la découverte « anatomique » de l'appareil latéral en décrivant les canaux du corps des Poissons, canaux qu'il désignait sous le nom de : « mucus canals », et qu'il considérait comme des organes glandulaires.

JACOBSON, en 1813, les mentionne et les considère comme des « delicate organs of touch ». En 1842, STANNIUS étudie le système nerveux périphérique des Poissons. Il publie une note sur le canal latéral et, reprenant la découverte de MONRO, indique qu'il s'agit d'un appareil sensoriel et non d'un appareil muqueux. Ignorait-il le travail de JACOBSON ? C'est probable.

L'histologie des organes restait cependant encore à faire et c'est LEYDIG qui, le premier, en 1850, décrit les organes sensoriels latéraux en prenant comme type : *Lota vulgaris*.

En 1880, CHATIN passe en revue les organes des sens dans la série animale et attribue au système sensoriel latéral le pouvoir d'apprécier l'état de repos ou de mouvement de l'eau.

BEARD, en 1883, publie un travail très important sur les organes sensitifs segmentaires de la ligne latérale. C'est un travail d'anatomie comparée et une discussion opposant les théories d'HOFFMANN et les siennes.

La même année, BAUDELOT, dans ses recherches sur le système nerveux du Poisson n'étudie pas spécialement la ligne latérale, mais ses travaux sur l'anatomie du système nerveux du Poisson permettent de comprendre l'innervation des organes sensoriels.

Paul DE SÈDE DE LIÉOUX, en 1884, consacre sa thèse à la question de la ligne latérale. C'est le premier travail d'ensemble sur le sujet.

Ses conclusions sont assez vagues. Il soupçonne un rapport entre le milieu liquide dans lequel vit le poisson et ses organes sensoriels.

« La ligne latérale, dit-il, est le résultat d'une adaptation qui cesse avec le mode d'existence et disparaît, comme on le voit chez les Batraciens, lorsque ces derniers deviennent adultes et terrestres ».

En 1889, ALLIS étudie les canaux latéraux de la tête de *Polypeterus bichir* et, en 1897, ceux d'*Amia calva*; ce dernier travail reste classique; nous le retrouverons en Anatomie comparée.

RICHARD, en 1896, dans une note à la Société de Biologie donne le résultat de ses expériences sur le Cyprin doré. A la suite de cautérisations de la ligne latérale, il observe des troubles d'équilibre chez le Poisson et croit pouvoir conclure qu'il existe une relation entre la ligne latérale et la vessie natatoire. La même année, P. BONNIER discute les résultats de RICHARD, auquel il reproche un défaut de technique. Pour lui, la ligne latérale perçoit les ébranlements qui se produisent dans le milieu liquide où vit le Poisson et permet à l'animal de se diriger. Il désigne cette perception sous le nom de *seisthésie*.

Ces deux travaux, beaucoup moins importants par leur volume que tous ceux que nous venons de voir, ont cependant beaucoup plus d'intérêt, car ils apportent une interprétation des faits expérimentaux étudiés.

Plus près de nous, un auteur américain, PARKER, publie, en 1902, 1904, 1908 et 1917 toute une série de travaux sur la physiologie des organes des sens des Poissons et, tout particulièrement, de la ligne latérale dont il recherche le stimulus. Nous reverrons ses travaux en détail. Il conclue de ses expériences que les organes sensoriels de la ligne latérale sont sensibles aux vibrations de faible fréquence (le chiffre de 6 par seconde lui paraît le plus près de la vérité).

En 1924, MANNING étudie l'oreille des Poissons et ses relations avec les organes latéraux. Le système latéral serait une annexe de l'oreille et recevrait les sons bas jusqu'à 344 vibrations par seconde.

En 1926, Konrad ESCHER publie un travail très important sur les organes latéraux des Vertébrés et leurs nerfs au point de vue de leur passage de la vie aquatique à la terre ferme.

Selon lui, ces organes, dont il examine surtout la destinée chez les Batraciens, seraient absolument liés au mode de vie aquatique de ces animaux. En terminant son étude, ESCHER examine les essais qui ont été faits pour rattacher les organes latéraux des Poissons aux annexes tégumentaires des autres Vertébrés.

Enfin, tout récemment, un auteur américain, Walter FREEMAN, dans un très court article du périodique *Science* ⁽¹⁾ émet l'idée que les organes de la ligne latérale sont sensibles à la pression, ou plutôt aux variations de pression que subit, de la part de l'eau, le corps du Poisson en mouvement.

La pression exercée par l'eau sur le corps du poisson nageant en ligne droite n'est pas la même que celle qui s'exerce sur le flanc de l'animal qui tourne d'un côté ou de l'autre.

D'autre part, la pression varie tout le long du corps depuis la tête jusqu'à la queue.

Les organes de la ligne latérale joueraient alors le rôle de récepteur de ces différences de pression, et permettraient ainsi aux muscles de se contracter pour compenser les variations à la surface du corps.

Walter FREEMAN, va jusqu'à assimiler l'appareil sensoriel latéral à une sorte de pont de WHEATSTONE.

(1) Walter FREEMAN (St Elizabeth's Hospital, Washington D. C.), The Function of the lateral line organs. *Science*, August 31, 1928. Vol. LXVIII, n° 1757.

Tels sont les principaux résultats obtenus jusqu'à ce jour sur le problème de la ligne latérale. Les théories émises au sujet du rôle de cet appareil peuvent être résumées brièvement, de la façon suivante :

Considéré autrefois comme organe glandulaire, le système sensoriel latéral, d'après les théories actuelles, serait susceptible de percevoir des vibrations ; il n'existe que chez les Poissons et les Amphibiens menant une vie aquatique.

Cette mise au point de la question étant terminée, je vais maintenant reprendre le problème dans son ensemble et, suivant le but que je me propose d'atteindre, tenter une interprétation fondée sur les faits.

Quelques mots d'abord sur la méthode que j'ai employée dans mes recherches et le plan suivi dans mon travail.

B. — Plan suivi dans ce travail.

Le problème de la ligne latérale renferme quatre aspects principaux :

1° Quels rapports présentent les organes latéraux de la tête et du corps des Poissons avec le système nerveux central ?

2° Comment se forment les organes sensoriels latéraux ?

3° Ont-ils une fonction ? Quelle est cette fonction ?

4° Leur présence est-elle en rapport avec la phylogénèse des Vertébrés ? Doit-on rechercher l'origine des organes latéraux chez les Invertébrés ? Sont-ils eux-mêmes l'origine des formations cutanées des Vertébrés supérieurs ?

Comme on le voit, les questions sont complexes et l'étude des organes latéraux en eux-mêmes est insuffisante. Il s'y rattache d'autres problèmes très importants. Cela ne veut pas dire que la question de la ligne latérale soit la clef de tous ces problèmes. Elle n'est qu'une preuve, qu'un argument, dont il faut retirer le plus d'éléments possible.

1° Pour résoudre la première question, la dissection et les méthodes histologiques m'ont fourni les éléments de recherche. Le matériel sur lequel j'ai travaillé a surtout été composé de Poissons téléostéens et de quelques Sélaciens. Voici la liste de ces Poissons :

4^o Poissons d'eau douce.

Truite.	<i>Salmo fario.</i>
Tanche.	<i>Tinca vulgaris.</i>
Gardon.	<i>Gardonus rutilus.</i>
Perche.	<i>Perca fluviatilis.</i>
Epinoche.	<i>Gasterosteus aculeatus.</i>
Carpe.	<i>Cyprinus carpio.</i>
Cyprin.	<i>Carassius auratus.</i>
Anguille.	<i>Anguilla vulgaris.</i>
Goujon.	<i>Gobio gobio.</i>

2^o Poissons de mer.

Sargue.	<i>Sargus vulgaris.</i>
Pagelle.	<i>Pagellus acarne.</i>
Saupe.	<i>Boops salpa.</i>
Sole.	<i>Solea variegata.</i>
Arnoglosse.	<i>Arnoglossus laterna.</i>
Uranoscope.	<i>Uranoscopus.</i>
Blennie.	<i>Blennius tentacularis.</i>
Crénilabre.	<i>Crenilabrus ocellatus.</i>
Rascasse.	<i>Scorpena porcus.</i>
Serran.	<i>Serranus cabrilla.</i>
Merlan.	<i>Merlangus poutassou</i>
Trigle.	<i>Trigla lyra.</i>
Cépole.	<i>Cepola rubescens.</i>
Entelure.	<i>Entelurus æquor.</i>
Syngnathe.	<i>Syngnathus typhle.</i>
Roussette.	<i>Scyllium canicula.</i>
Centrine.	<i>Centrina vulpecula.</i>

2^o La formation des organes latéraux nous conduit dans le domaine de l'embryologie ; mais, s'il est intéressant de voir comment l'organe se forme aux dépens d'éléments primitifs, il m'a paru bien plus important de montrer ses diverses transformations pendant la vie de l'animal. Le passage du jeune Téléostéen à l'adulte marque, en effet, une évolution toute particulière du système latéral et j'ai insisté sur ce point, capital à mon avis, pour l'interprétation de l'évolution de l'appareil.

Là encore, ce sont les Téléostéens que j'ai étudiés avec le plus de facilité : la Truite m'a fourni les éléments de tous les stades que j'ai indiqués. De plus, quelques jeunes *Scyllium* m'ont permis de faire des comparaisons entre Sélaciens et Téléostéens.

3^o Après avoir passé en revue les résultats obtenus par les physiologistes sur le rôle des organes de la ligne latérale et

l'interprétation de ces résultats, j'ai cherché les réactions de l'appareil latéral aux différents agents physiques et principalement aux vibrations. A l'aide d'un appareil producteur de vibrations de faible fréquence, j'ai repris les expériences de PARKER, MANNING, et j'ai comparé les résultats obtenus chez divers Poissons ayant des organes latéraux différents par leur situation à la surface du corps.

4° La quatrième question est beaucoup plus difficile à résoudre que les précédentes. Elle ne comporte guère de faits expérimentaux. L'histologie et l'anatomie comparée m'ont surtout aidé dans l'étude de cette partie du problème et j'ai eu recours à la paléontologie, qui ne m'a d'ailleurs pas fourni de résultats importants touchant le but visé. Il manque encore beaucoup d'éléments pour élucider le problème complexe des rapports entre Vertébrés et Invertébrés, et ce n'est pas la ligne latérale qui les fournira.

Avant de passer à l'examen de détail de chaque question, il me paraît utile d'indiquer que dans le plan adopté, j'ai séparé les différentes parties de mon travail par des titres de chapitres qui paraissent former des domaines de recherches particuliers; mais ils ne sont là, en réalité, que pour mettre de l'ordre dans un ensemble de résultats. La coordination de ces résultats formera la conclusion de mon travail.

C. — Technique.

Voici les différentes méthodes que j'ai employées pour la fixation des pièces histologiques et embryologiques et la coloration des coupes.

1. *Embryologie*. — Les œufs non éclos et les tous jeunes alevins ont été fixés en entier suivant les quatre méthodes :

1° Liquide de Kleinenberg ;

2° Liquide de Mayer ;

3° Bouin alcoolique ;

4° Formol neutre 20 0/0.

Pour les premiers stades embryonnaires, le Kleinenberg m'a donné d'excellents résultats. Je l'ai préparé suivant la formule indiquée par CHEVEY (20) (Thèse, p. 148). Mais pour les alevins, à partir de l'éclosion, j'ai remarqué que ce fixateur durcit les

pièces et les rend friables et cassantes pour les coupes.

Le liquide de Mayer m'a donné des résultats très inégaux.

Le formol à 20 0/0 et le Bouin alcoolique de Duboscq-Brasil se sont montrés d'excellents fixateurs.

2. *Histologie*. — J'ai employé un nombre de fixateurs relativement peu élevé, car j'avais surtout à faire de la topographie.

Le Bouin-Duboscq-Brasil, le Bouin-Hollande et le Formol salé ont toujours été employés avec succès:

En ce qui concerne le Bouin-Hollande, je l'ai employé en y apportant une légère modification.

J'ai cherché s'il n'était pas possible de faire, pour ce fixateur, ce qui a été fait pour le Bouin ordinaire transformé par Duboscq et BRASIL en Bouin alcoolique par addition d'alcool à 80°.

Après divers essais, je me suis arrêté à la méthode suivante qui m'a donné des résultats très satisfaisants.

Je prépare le Bouin-Hollande suivant la formule classique :

Eau distillée	100 cm ³
Acétate neutre de cuivre	2 gr. 50
Acide picrique	4 gr.
Formol 40 0/0	10 cm ³
Acide acétique cristallisable	1 cm ³ 5

Au moment de l'emploi, j'ajoute 1/3 d'alcool à 95°. Il est même possible de faire le mélange quelque temps auparavant, sans inconvénient.

Les pièces sont fixées pendant le temps normal, variable suivant la nature du matériel.

Elles sont ensuite passées directement dans l'alcool à 95° puis 100, etc.

Ce procédé a l'avantage, pour les pièces délicates, de diminuer le nombre de manipulations et évite la longue et fastidieuse série des milieux intermédiaires : glycérine, alcool éthylique, chloroforme, ligroïne.

Il ne se produit aucun précipité. De plus, les pièces ne sont nullement cassantes, ce qui m'est arrivé assez souvent avec l'emploi de Bouin-Duboscq-Brasil.

Enfin, le grand avantage de ce fixateur est son pouvoir péné-

trant. J'ai fixé des épidermes de Téléostéens adultes avec plein succès.

J'ai également employé ce mélange pour la fixation de certains Insectes à chitine très épaisse : des *Carausius* adultes. J'ai obtenu dans ce cas des résultats excellents.

Des Protozoaires, matériel très fragile, ont été fixés par ce procédé sans aucune altération.

La légère teinte verte des pièces, consécutive à l'emploi de ce fixateur disparaît très facilement sur les coupes par un lavage rapide dans le carbonate de lithine à 5 0/0 et ne gêne nullement les colorations.

Méthodes d'inclusion. — Si les coupes d'embryons et d'alevins de Truite n'offrent aucune difficulté pour l'inclusion, il n'en est plus de même des fragments d'épiderme de Téléostéens et Sélaciens adultes. Après avoir fait une série d'essais peu satisfaisants avec le collodion, j'ai employé la méthode de double inclusion celloïdine-paraffine, suivant la technique indiquée par MILLOT dans sa Thèse (51).

J'ai remarqué que l'imprégnation à la celloïdine est plus complète lorsqu'on se sert d'une solution de celloïdine très fluide et qu'on laisse se concentrer la solution dans laquelle on a placé la pièce à inclure, pendant quelques instants (1/4 d'heure par exemple) au-dessus d'une étuve à 55°. La celloïdine pénètre vite, s'épaissit un peu et de ce fait facilite l'inclusion à la paraffine.

Je suis arrivé à couper par ce procédé des écailles de Téléostéens adultes avec une extrême facilité.

Méthodes de coloration. — Hémalun-éosine. — Glychémalun-éosine. — Méthode de Prenant. — Méthode de Masson. — Mallory. — Bleu Polychrome de Unna.

La méthode de Prenant m'a donné particulièrement de bons résultats, surtout lorsque je prenais soin de commencer la coloration par l'éosine et que je faisais passer, à nouveau, la coupe dans ce colorant après la différenciation de l'hématoxyline.

Pour l'étude des terminaisons nerveuses, j'ai essayé, mais sans succès, les méthodes de Cajal, Golgi. Mes essais ont porté sur des Poissons adultes et c'est sans doute la raison de cet échec.

Par contre, l'hématoxyline et le Glychémalun m'ont permis de

mettre en évidence d'une façon très nette les fibres nerveuses, notamment chez l'Épinoche et l'embryon de Truite.

II. — ANATOMIE

Au point de vue purement morphologique, ce qu'on appelle la ligne latérale du Poisson n'est qu'une rangée longitudinale d'écaillés différenciées qui occupe, sur le flanc de l'animal, une position médiane, depuis l'opercule jusqu'à la nageoire caudale. La présence à peu près constante de cette ligne a permis aux systématiciens d'en faire un caractère utilisé dans la classification des Poissons : le nombre d'écaillés de la ligne latérale paraît, en effet, suffisamment constant.

Bien que cette rangée d'écaillés ne soit qu'une partie d'un appareil très complexe, le nom de « latéral » s'applique à l'ensemble et désigne plusieurs organes dont les rapports anatomiques et le rôle ne sont pas encore définitivement établis.

Cet appareil comprend :

1° Une série de canaux qui parcourent le corps et la tête du Poisson, sur laquelle ils sont souvent peu visibles extérieurement, mais où ils forment, cependant, un réseau compliqué.

2° Des organes sensoriels disposés le plus souvent à l'intérieur des canaux.

3° Une distribution de nerfs aux organes, qui coïncide ainsi avec la distribution des canaux.

Une étude anatomique comparée de la question, pour être complète, devrait sans doute passer en revue et décrire tous les groupes de Poissons, en mentionnant les différences ou les rapports qui existent entre leurs lignes latérales. Mais ce serait une énumération fastidieuse. Je me bornerai à choisir le plus grand nombre possible d'exemples, ce qui me permettra d'exposer d'une façon suffisante, je l'espère, les faits sur lesquels seront établies mes conclusions.

Un très grand nombre d'auteurs (la bibliographie de la question nous l'a montré) ont étudié la ligne latérale au point de vue anatomique. On a dit que cette étude anatomique n'était plus à faire. Et cependant il subsiste encore assez de contradictions sur un certain nombre de points, pour que cette étude

mérite d'être reprise. Notamment, la question des relations nerveuses entre le système nerveux central et la ligne latérale n'est pas encore résolue.

On s'est du reste peut-être beaucoup trop borné, ainsi que je l'ai indiqué au début de ce travail, à ne regarder que le côté strictement anatomique. La question de la ligne latérale dépasse de beaucoup ce cadre ; aussi ce n'est pas une simple description de formes que je ferai ici ; je réunirai les résultats obtenus dans cette première partie à ceux que me fourniront ensuite l'embryologie et l'histologie.

Ce chapitre, consacré à l'anatomie, comprendra deux parties :

Dans la première, après avoir rappelé la distribution des nerfs craniens des Poissons, j'examinerai l'anatomie de l'appareil latéral chez la Truite et les dispositions que peut présenter la ligne latérale chez les différentes espèces de Poissons.

Dans la deuxième partie, j'insisterai sur trois points particuliers :

- 1° Les relations de la moelle épinière et de la ligne latérale ;
- 2° La disposition des canaux latéraux chez *Entelurus æquor* ;
- 3° Les organes latéraux (dimensions chez l'alevin et chez l'adulte).

A. — Les nerfs craniens du Poisson.

L'ancienne classification des nerfs craniens d'après leur place respective et leur échelonnement sur l'axe nerveux date de VICQ D'AZYR (1777) et de SOMMERING (1788).

Elle a été remplacée, depuis quelques années, par un groupement plus rationnel, en ce sens qu'il tient compte principalement des relations qui existent entre ces nerfs à l'intérieur de l'encéphale, des rapports qu'il peut y avoir entre eux et de leurs fonctions.

On les groupe ainsi :

1° Nerfs olfactifs (I) :

Ils ne sont plus considérés comme des nerfs, mais comme des prolongements du cerveau dans la partie antérieure de la tête.

2° Nerfs optiques (II) :

Ce ne sont pas, eux non plus, de véritables nerfs, mais des

prolongements de la substance blanche centrale des hémisphères cérébraux.

3° Nerfs moteurs spéciaux aux muscles de l'œil :

Oculo-moteur commun (III).

Pathétique (IV).

Oculo-moteur externe (VI).

4° Nerfs dorsaux mixtes :

Trijumeau (V).

Acoustico-facial (VII et VIII).

Glosso-pharyngien (IX).

Vago-spinal (X et XI).

Reste le Grand hypoglosse qui n'est pas considéré comme nerf crânien ; ses racines ventrales proviennent de la moelle épinière ; il n'est que la réunion de quelques nerfs spinaux englobés dans le crâne.

Les nerfs intéressant l'appareil latéral sont les quatre crâniens proprement dits : Trijumeau, Acoustico-facial, Glosso-pharyngien, Vago-spinal. Tous les quatre envoient des ramifications au système de la ligne latérale.

Cet appareil sensoriel possède, en effet, la caractéristique d'être innervé par un complexe de nerfs et nous verrons ce qu'on peut déduire de cette disposition.

Voyons d'abord le développement de ces nerfs que je résume en m'inspirant de HOVELACQUE (39, page 16) et de VIALLETON (86, page 295).

Au point de vue embryologique, BALFOUR, le premier, a montré que les nerfs mixtes procèdent d'une crête ganglionnaire et on a décrit, par la suite, plusieurs étapes dans leur développement.

1^{re} étape. — La crête ganglionnaire se divise en quatre tronçons, l'antérieur étant le plus important, le postérieur le plus petit. Ces quatre tronçons forment les ébauches du Trijumeau, de l'Acoustico-facial, du Glosso-pharyngien et du Vago-spinal. Chaque tronçon se sépare du tube nerveux, diminue de volume, les cellules les plus internes pénètrent dans le mésenchyme voisin.

Le Vago-spinal est le plus lent à se développer : sa partie moyenne envoie en arrière des prolongements vers les arcs les plus postérieurs.

2^e étape. — C'est celle de la formation des ganglions et des nerfs définitifs. Ici les faits sont incomplètement connus. On sait cependant que la crête ganglionnaire ne forme pas, à elle seule, les ganglions des nerfs craniens : ce sont des zones épaissies, à structure différenciée, de l'ectoderme céphalique, les placodes, qui contribuent à former ces ganglions. Il existe un ganglion pour chacun des quatre nerfs.

Voyons maintenant la distribution de chacun de ces nerfs définitivement constitués (fig. 1).

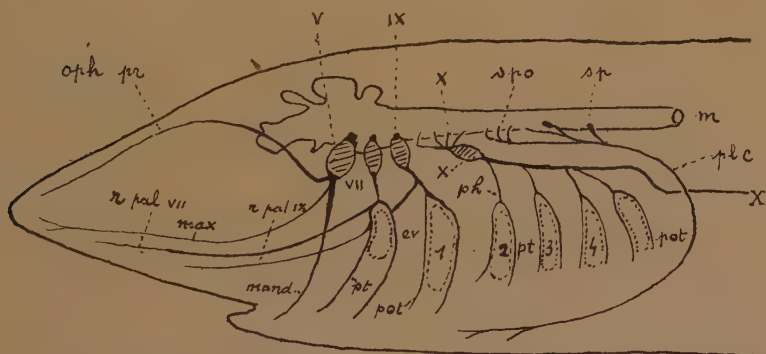


Fig. 1. — Principaux nerfs crâniens des Poissons (schématique). D'après Vialleton, *Éléments de morphologie des Vertébrés* (1911). Fig. 202, p. 359.

ev, évent ; mand, rameau mandibulaire du V^e ; max, rameau maxillaire du V^e ; m, moelle ; oph pr, rameau ophtalmique profond de V ; ph, rameau pharyngien de chaque nerf branchial ; pot, rameau post-trématique ; pt, rameau prétrématique ; plc, plexus cervico-brachial ; r pal VII, rameau palatin du VII ; r pal IX, rameau palatin du IX ; sp, nerfs spinaux ; spo, nerfs spino-occipitaux ; V à X, Paires crâniennes correspondantes ; 1 à 4, fentes branchiales vraies.

Trijumeau. — Le Trijumeau se divise en deux rameaux :

Ophtalmique ;

Maxillo-mandibulaire.

1^o Ophtalmique. — Se divise en :

a) ophtalmique superficiel qui innerve la peau au-dessus et en avant de l'orbite ;

b) ophtalmique profond qui se ramifie dans la conjonctive et la peau du museau.

Ces ramifications sont cutanées et somatiques sensibles.

2^o Maxillo-mandibulaire. — Comprend :

- a) maxillaire. Peau de la face ventrale du museau. Sensible ;
- b) mandibulaire. Se ramifie en :
un rameau sensible qui innerve la peau de la mâchoire inférieure ;
et un rameau moteur, qui va aux muscles masticateurs.

Facial. — Nous avons vu qu'on a l'habitude de réunir acoustique et facial sous le nom d'acoustico-facial, ces deux nerfs ayant pour origine la même crête ganglionnaire. Mais lorsqu'on les considère au point de vue anatomique, on les sépare. Cependant cette distinction semble encore aujourd'hui assez controversée.

Au point de vue de la ramification de ces deux nerfs (facial et acoustique) aux organes de la ligne latérale, il semble bien pourtant qu'ils se partagent l'innervation d'une grande partie des organes sensoriels de la tête ; mais, étant donnée la complexité du système nerveux latéral, c'est là un point de détail qui ne peut servir d'argument en faveur de telle ou telle théorie.

Voyons d'abord le facial :

C'est un nerf mixte viscéral sensitif et viscéral moteur qui se subdivise en :

1° Rameau palatin : suit la voûte buccale et donne une ramification ophtalmique.

2° Corde du tympan : destiné à la muqueuse du plancher de la bouche et à la langue.

3° Seulement, chez certains Poissons : nerf latéral accessoire ou nerf de Weber qui se rendrait, dit VIALLETON (86, page 360), aux bourgeons du goût placés sur la face ventrale du corps.

Acoustique. — Appelé encore Acoustico latéral. Comprend :

1° Nerf acoustique proprement dit qui se distribue à l'oreille interne du Poisson.

2° Nerf latéral qui se subdivise en plusieurs rameaux :

a) rameau ophtalmique superficiel qui s'unit généralement au rameau ophtalmique profond du Trijumeau et innerve les organes de la ligne latérale situés au-dessus de l'orbite ;

b) rameau buccal. Se confond avec le rameau maxillaire du Trijumeau et innerve les organes latéraux placés au-dessus de l'orbite ;

c) branche mandibulaire externe qui se distribue aux organes latéraux de la région ;

d) branche latérale qui se confond avec le latéral du Vague.

Glosso-pharyngien. — C'est le nerf du premier arc branchial. Chez la plupart des Téléostéens, il s'anastomose à son origine avec le Vague. Beaucoup d'auteurs réunissent ces deux nerfs (VIALLETON, 86, page 362).

Vago-spinal. — A son origine existe un gros renflement ganglionnaire d'où partent deux nerfs :

Rameau branchio-intestinal ;

Rameau latéral.

Ce rameau latéral, nous l'avons vu, est confondu avec le rameau latéral de l'acoustique. On pense même qu'il fait partie de la 7^e paire.

B. — Le système sensoriel latéral de la tête.

Voilà donc le résumé de la distribution des nerfs craniens. Constatons tout d'abord que les ramifications qui vont innervier les organes sensoriels de la tête proviennent de plusieurs nerfs : l'origine de ces ramifications est très complexe et assez confuse. Les auteurs qui ont étudié spécialement cette question ne savent pas d'une façon certaine à quels nerfs les attribuer. Il n'existe pas, pour ces ramifications, d'individualité propre. On peut dire que le système latéral emprunte ses nerfs à toutes les branches du système nerveux central.

C'est la raison pour laquelle, au point de vue expérimental, il est impossible d'isoler les boutons sensoriels du système latéral de la tête du reste du système nerveux. L'absence d'un nerf particulier ne peut en aucun cas autoriser la destruction de tous les nerfs du crâne, sous prétexte qu'ils concourent tous à l'innervation des organes latéraux. Ce n'est pas là, d'ailleurs, leur fonction principale — l'expérience le prouve — et nous reviendrons sur ce sujet, lorsque nous examinerons le côté expérimental du problème de la ligne latérale.

Avant de passer à l'étude de la ligne latérale du corps, au sujet de laquelle j'apporterai des faits personnels, je vais indi-

quer rapidement la distribution nerveuse des canaux latéraux de la tête.

Ces canaux sont des cavités tubulaires creusées dans les os du crâne. Leur réseau, particulièrement compliqué, a été étudié avec beaucoup de détails par de nombreux auteurs, mais on a surtout cherché à décrire les trajets et les différences de trajet qui existent entre les différentes espèces de Poissons. Or, ces différences de trajet sont vraiment insignifiantes et forment des particularités anatomiques négligeables.

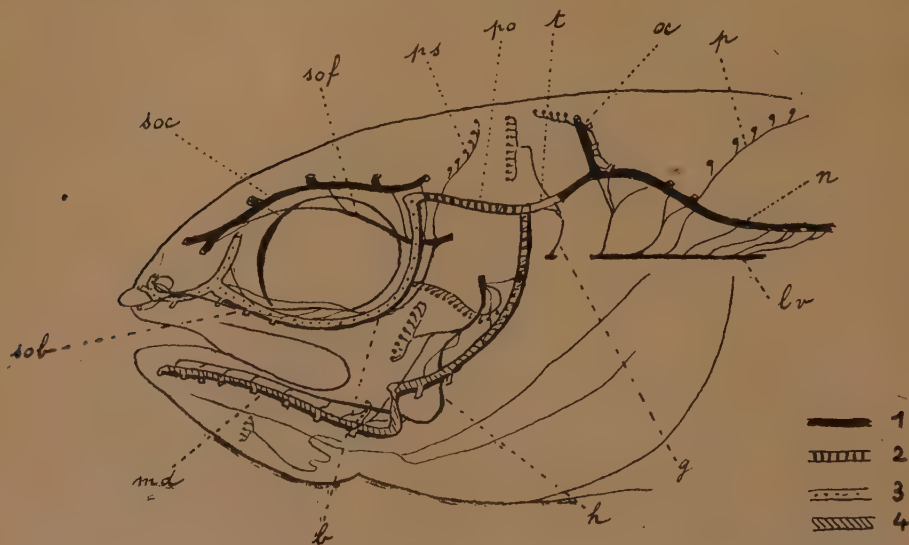


Fig. 2. — Canaux latéraux de la tête chez *Amia Calva*, d'après Allis (Ray Lankester, *A Treatise on Zoology*. Fig. 196, p. 222).

1, Principal canal du tronc et canal supraorbital; 2, Postorbital; 3, Suborbital; 4, Hyomandibulaire.

b, branche buccale du nerf facial; g, branche dorsale du glossopharyngien; h, branche hyomandibulaire du facial; n, ligne latérale du tronc; lv, branche de la ligne latérale du vague; md, canal mandibulaire; oc, canal occipital ou supratemporal; p, bourgeons sensoriels du tronc; po, canal postorbital; ps, bourgeons sensoriels de la tête; sob, canal suborbital; soc, canal supraorbital; sof, branche ophtalmique supérieure du facial; t, canal temporal.

Le travail le plus intéressant au sujet des canaux latéraux de la tête est celui d'ALLIS (1) sur *Amia calva*. J'emprunte le schéma qu'il donne pour indiquer brièvement les différents canaux et leur innervation.

Si on considère un côté de la tête, en partant de l'opercule pour aller vers le museau, on trouve d'abord un canal qui, en arrière, donne le canal latéral du corps. Dans la tête, il se subdivise ainsi :

Il fournit une première branche qui passe sur le crâne et va rejoindre le canal symétrique de l'autre côté de la tête (fig. 2).

C'est la branche occipitale (*OC*).

Après cette première bifurcation, le canal porte le nom de temporal (*t*) et se divise en trois branches :

1° Un canal mandibulaire (*md*) qui parcourt toute la mâchoire inférieure.

2° Un canal qui contourne l'orbite et dont le trajet a été divisé en deux segments :

Canal postorbital (*po*).

Canal suborbital (*sob*).

3° Un canal supraorbital (*soc*).

A ces différents canaux correspond une distribution nerveuse et je vais indiquer comment les nerfs, dont nous avons vu l'énumération plus haut, se ramifient dans les canaux.

Le canal occipital (*co*) reçoit une branche du latéral de la X^e paire (*lv*).

Le canal temporal (*t*) est innervé par une branche du Glosso-pharyngien (*g*) (Nous avons vu que ses éléments nerveux pouvaient être réunis à ceux du Vague).

Le canal mandibulaire (*md*) reçoit la branche maxillo-mandibulaire du Trijumeau (*h*).

Le postorbital (*po*), le suborbital (*sob*) sont innervés par la branche buccale du rameau palatin du Facial (*b*).

Le supraorbital (*soc*) est innervé par la branche ophtalmique supérieure du rameau palatin du Facial (*sof*).

Toutes ces branches nerveuses suivent le trajet des canaux latéraux et leur envoient des ramifications très fines qui vont se distribuer aux organes sensoriels contenus à leur intérieur.

C. — Le Système sensoriel latéral du corps.

Bien que la disposition des éléments de ce système soit assez simple (il offre beaucoup moins de complexité que celui de la tête), l'appareil latéral du corps présente cependant un très

grand intérêt. Il a donné lieu à un certain nombre de discussions, principalement en ce qui concerne la métamérisation du corps des Vertébrés.

Afin d'exposer plus facilement les faits que j'apporte à l'appui de mon opinion personnelle sur l'anatomie du système latéral du corps des Poissons, je vais commencer par décrire la ligne latérale de la Truite ; puis je comparerai à la ligne latérale de ce Poisson celles d'autres espèces et examinerai enfin un certain nombre de points de détail de mes recherches se rapportant au sujet.

Le système sensoriel latéral du corps de la Truite adulte comprend, en allant de l'extérieur du corps vers l'intérieur :

1° Une rangée d'écaillés différenciées, formant la « ligne latérale » visible extérieurement.

2° A l'intérieur de chacune de ces écaillés, un organe sensoriel latéral.

3° Immédiatement au-dessous de la membrane basale de l'épiderme, et suivant le trajet de la ligne extérieure, un canal latéral et un nerf logés dans le septum qui sépare les muscles dorsaux des muscles ventraux.

1. *Les écaillés latérales.* — La ligne latérale externe n'a pas, chez toutes les espèces de Poissons, la même place par rapport au myosepte horizontal qui sépare les muscles dorsaux des muscles ventraux et partage le corps des Poissons en deux parties symétriques par rapport au plan de ce myosepte.

Chez la Truite, la ligne latérale externe suit exactement le trajet de ce myosepte dans lequel logent le canal latéral et le nerf latéral.

Elle est située sur le flanc de l'animal, à égale distance de la région dorsale et de la région ventrale, depuis l'opercule jusqu'à la nageoire caudale.

Cette « ligne » est formée d'une succession d'écaillés particulières, qu'on a désignées sous le nom d'*écaillés latérales*.

Chacune d'elles n'est pas différente, par ses dimensions, des autres écaillés du corps, mais elle possède un petit renflement, un pli, dans le sens de sa longueur. A ce renflement, correspond une petite cavité dans l'écaille, cavité ouverte à l'extérieur par un petit orifice (fig. 3). Chaque écaille recouvrant la suivante sur la moitié de sa surface, chaque pli externe se continue en

profondeur par la cavité de l'écaille et on a ainsi un canal ininterrompu tout le long de la ligne latérale.

Quand on examine un Poisson vivant, on voit un liquide à l'intérieur de ce canal. Il est possible de mettre en évidence le sens de circulation de ce liquide : il contient de petites bulles d'air quand on sort un instant le Poisson hors de l'eau. En comprimant la paroi du corps, on voit le liquide progresser de la tête vers la queue, mais jamais dans le sens contraire. Il y a donc un sens de circulation. Le canal des écailles, en effet, est formé par une suite de courts segments placés bout à bout, chaque écaille latérale jouant le rôle d'une valvule, et empêchant le retour du liquide en arrière par le cul-de-sac qui forme la cavité de l'écaille.

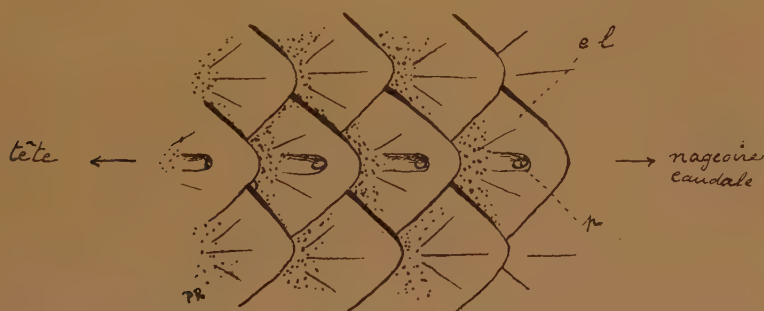


Fig. 3. — Disposition des écailles de la ligne latérale chez la Truite (grossissement : 7 fois).

el, écaille « latérale » ; *p*, perforation du canal de l'« écaille ».

Ce canal s'est constitué en même temps que les écailles : nous verrons son développement d'une façon complète dans la partie embryologique.

2. *Les organes sensoriels*. — Il existe dans chaque écaille différenciée de la ligne latérale un organe sensoriel qui tapisse la paroi interne de la cavité de l'écaille. Nous examinons ces organes en détail dans un chapitre particulier (Histologie, page 43).

3. *Canal latéral et nerf latéral*. — Le canal latéral se trouve situé immédiatement au-dessous de la membrane basale qui le sépare de la rangée d'écailles latérales contenant les organes.

Ce canal est plus large que le précédent (canal de l'écaille).

Il contient un liquide sans éléments figurés. Nous verrons que ce liquide est un liquide lymphatique (page 30).

En arrière du canal, et logé dans l'angle le plus interne du septum, se trouve le nerf latéral.

Nous avons vu plus haut, dans l'énumération des nerfs crâniens du Poisson, que la branche latérale du Vague, dont les racines proviendraient du ganglion acoustique, se prolonge en arrière et se ramifie dans le système latéral du corps.

CUVIER (24, page 236) en donne la description suivante :

« La dernière branche du nerf vague, qui paraît particulière
« aux poissons, est ce long nerf longitudinal de la ligne laté-
« rale du corps. Nous l'avons constamment rencontré dans tous
« les poissons, et sa distribution est à peu près la même dans
« tous. Quand on remonte à son origine, il est très facile de
« reconnaître que c'est la branche la plus postérieure du nerf
« vague, qui, au lieu de descendre vers la gorge, se porte pres-
« que horizontalement en arrière et en dehors, de manière à
« devenir presque superficielle. Il n'est recouvert que par la
« peau, et maintenu par un tissu cellulaire lâche qui lui per-
« met quelques sinuosités. Ce nerf est à peu près d'une grosseur
« égale dans toute sa longueur, de sorte qu'on pourrait le con-
« fondre très facilement avec un tendon : il ne paraît point
« s'anastomoser avec d'autres nerfs : ou, s'il s'unit aux inter-
« vertébraux, les filets en sont extrêmement grêles. Arrivé vers
« la queue, il se termine par une irradiation de filets très
« menus qui se distribuent sur les rayons de la nageoire. »
BAUDELOT (7) décrit le nerf latéral de la façon suivante :

« Le nerf latéral se sépare de la branche antérieure du pneu-
« mogastrique un peu au-dessous de son origine ; il traverse les
« parois du crâne, puis prend subitement une direction à peu
« près horizontale, passe au-dessous de la ceinture scapulaire
« et se continue jusqu'à l'extrémité du corps en suivant l'inter-
« stice qui sépare les muscles dorsaux des muscles ventraux. Il
« se termine à la base de la queue par plusieurs filets qui se
« bifurquent plusieurs fois et dont les ramifications vont péné-
« trer dans l'épaisseur des petits muscles de cette région ».

C'est ce nerf qui donne des terminaisons nerveuses aux organes de la ligne latérale de la Truite. J'insiste sur ce fait, car la description de BAUDELOT s'applique au Gardon, alors qu'en

réalité la ligne latérale du Gardon est innervée, comme nous le verrons plus loin, d'une façon toute différente.

En dehors des organes sensoriels, le nerf latéral envoie des ramifications aux muscles de la région. C'est un fait à retenir : il montre que le nerf latéral n'est pas exclusivement destiné aux organes sensoriels.

Comme BAUDELLOT l'indique, le nerf se termine par des ramifications dans les petits muscles de la nageoire caudale. J'ai mis ces ramifications en évidence chez la Truite, où l'arborisation est très nette (fig. 4).



Fig. 4. — Arborisation terminale du nerf latéral dans les muscles de la nageoire caudale, chez la Truite.
NL, nerf latéral ; a, ramification.

Telle est donc la disposition du système sensoriel latéral chez la Truite. Afin de la comparer à celles des autres groupes de Poissons que nous allons voir on peut la résumer ainsi :

La ligne latérale formée par la rangée d'écaillés différenciées est innervée par le nerf latéral. Elle coïncide avec le myosepte horizontal qui sépare les muscles dorsaux des muscles ventraux.

D. — Comparaison de diverses espèces de Poissons, au point de vue de leur ligne latérale.

La description de la ligne latérale de la Truite, que je viens de donner, n'est pas valable pour tous les Poissons téléostéens.

Les diverses espèces de Poissons diffèrent entre elles par la position de leur ligne latérale et par l'innervation des organes. L'exemple de la Perche va me permettre de le montrer.

La ligne latérale de la Perche est incurvée et se trouve plus rapprochée de la région dorsale que de la région ventrale.

Autre fait plus important : une section transversale du corps montre qu'elle ne coïncide pas avec le myosepte horizontal. Le nerf latéral existant quand même le long de ce myosepte, comment la ligne latérale de la Perche est-elle innervée ?

Reprenons le nerf latéral. Il répond toujours à la définition donnée plus haut et son trajet est identique à celui de la Truite, mais cette fois nerf et ligne latérale n'ont aucun rapport.

Le nerf possède bien un certain nombre de branches et de ramifications, mais ces ramifications vont innerver la peau de la région que parcourt le nerf et certains filets se distribuent aux muscles voisins.

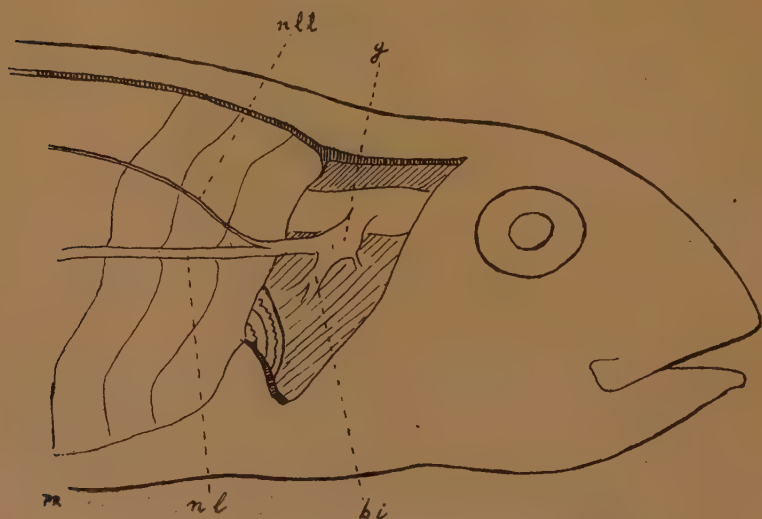


Fig. 5. — Origine du nerf latéral, chez la Perche.

g, ganglion de la Xe paire ; *bi*, tronc brachio-intestinal ; *nl*, nerf latéral ; *nll*, nerf de la ligne latérale.

Quant à la ligne latérale, incurvée comme je l'ai dit plus haut, elle n'a de point commun avec le nerf qu'aux deux extrémités du corps et elle décrit un arc dont la corde serait représentée par le nerf latéral.

Les organes sensoriels, situés dans le canal formé par les écailles de la ligne latérale, reçoivent les terminaisons extrêmement fines d'une branche nerveuse particulière qui se détache du nerf latéral proprement dit 10 à 13 millimètres en arrière du ganglion de la Xe paire et s'en sépare complètement

après avoir traversé les parois du crâne (fig. 5). La longueur de ce nerf est très variable. Chez la Perche, elle atteint presque la nageoire caudale.

Il y a intérêt à désigner ce nerf sous le nom de *nerf de la ligne latérale*, pour le distinguer du *nerf latéral*.

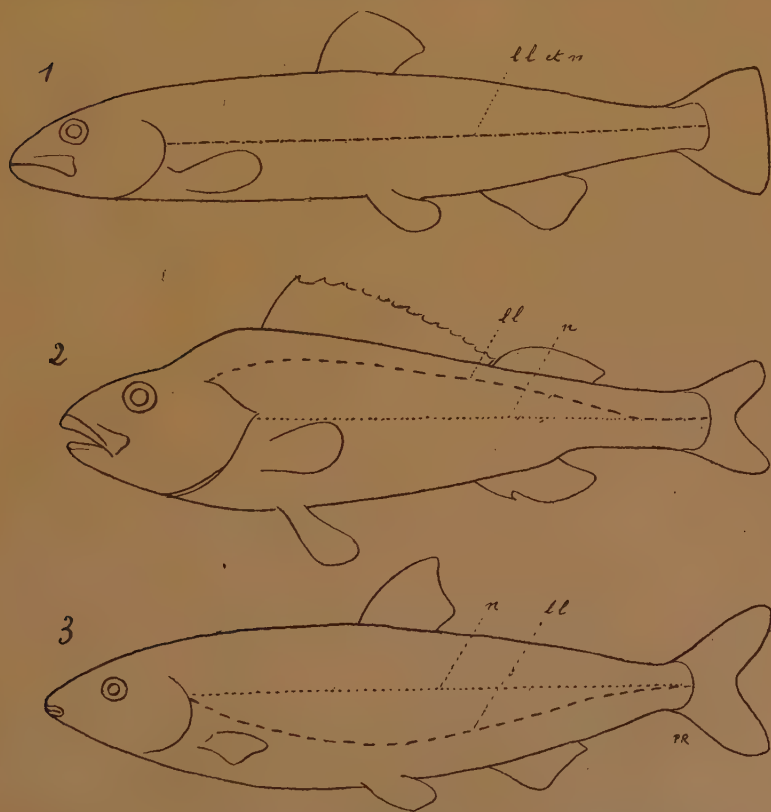


Fig. 6. — Les trois types de disposition du nerf latéral par rapport à la ligne latérale.

1, Truite ; 2, Perche ; 3, Gardon. — ll, ligne latérale ; n, nerf latéral.

Chez la Perche, nous venons donc de voir une disposition intéressante, caractérisée par les faits suivants :

1° Ligne latérale extérieure ne coïncide pas avec le nerf latéral proprement dit.

2° La ligne latérale est située entre le nerf et la région dorsale du Poisson.

3° Elle est innervée par une branche particulière, issue, comme le nerf latéral, du ganglion de la X^e paire.

Un certain nombre d'espèces de Poissons présente cette disposition, mais avec quelques particularités qui nous conduiront à un autre type d'organisation (fig. 6).

Déjà, chez la Perche, on peut remarquer que la ligne latérale, dans la partie postérieure du corps, tout près de la nageoire caudale, coïncide, sur une longueur de 5 à 10 millimètres environ, avec le nerf latéral. Le nerf de la ligne n'existant plus dans cette région, c'est le nerf latéral qui envoie quelques filets aux derniers organes latéraux — lorsqu'ils existent. Car j'ai remarqué souvent qu'à cet endroit les organes sensoriels manquent ou sont atrophiés. Dans ce cas, le nerf latéral poursuit son trajet jusqu'à la nageoire caudale, sans envoyer de ramifications à la ligne.

Par cette transition, nous arrivons aux espèces chez lesquelles la ligne latérale rejoint le nerf au milieu du corps environ. Chez ces Poissons, la ligne latérale, après un trajet qui ne dépasse pas, en général, la moitié de la distance qui existe entre la région operculaire et la queue, s'infléchit vers la partie médiane où elle accompagne ensuite le nerf latéral. Dans ce cas, dans la première partie du trajet reçoit les terminaisons nerveuses du nerf de la ligne, très court, et, dans la 2^e partie celles du nerf latéral lui-même.

C'est le cas des Blenniidés, d'un grand nombre de Labridés (*Julis*, *Crenilabrus*), des Scorpenidés, des Gadidés.

Chez un certain nombre d'espèces se trouve une disposition légèrement différente et très curieuse : la ligne latérale forme deux tronçons qui ont bien, à eux deux, la longueur totale du Poisson, mais qui ne sont pas dans le même plan vertical. Le tronçon antérieur s'arrête au milieu du corps et le tronçon postérieur commence à une certaine distance, au-dessous de l'extrémité postérieure du premier. Il y a comme une sorte de décalage.

Dans ce cas, le premier tronçon est innervé par le nerf de la ligne latérale et le second par le nerf latéral lui-même.

On trouve cette disposition chez les Pomacentridés (*Heliastes chromis*) ainsi que chez les Poissons trouvés par ALLUAUD en

Afrique orientale (2) : *Tilapia Guiarti*, *Astatoreochromis*, *Paratilapia victoriana*, *Paratilapia prognathes* (fig. 7).

Par ces types intermédiaires, nous arrivons au cas où la ligne latérale et le nerf coïncident. Dans ce cas, le nerf est rarement unique : il se dédouble et le nerf qui envoie des ramifications à la ligne est le plus superficiel. Le nerf latéral proprement dit, qui poursuit son trajet jusqu'à la queue où il se ramifie, est le plus profond.

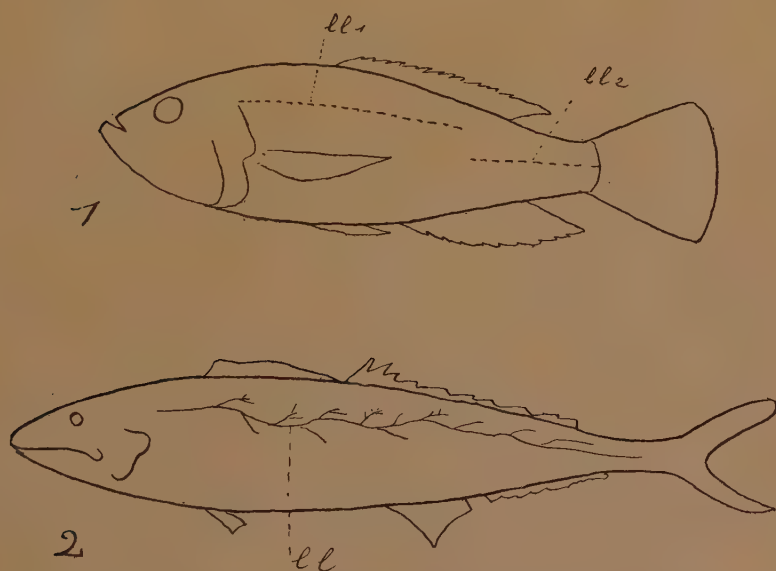


Fig. 7. — Deux types particuliers de ligne latérale.

- 1, *Tilapia Guiarti* Pellegrin. Schéma d'après la photographie de la planche XVI, fig. 1, d'après Pellegrin, ll_1 , premier segment de la ligne latérale ; ll_2 , deuxième segment.
- 2, *Cybium nipponium*, d'après la figure 32 de la planche XX. Kamakichi Kischinouye, Contribution to the comparative study of the so, called Scombroid Fishes. *Journal of the College of Agriculture*, vol. VIII, n° 3 ; ll , ligne latérale.

Exemples : Poissons apodes (Anguilles, Murènes, Cépolidés) et Sélaciens, en général.

Chez les Salmonidés (Truite par exemple) il n'existe, comme nous l'avons vu, qu'un seul nerf qui remplit ces deux fonctions, mais cependant, chez les alevins de Truite, je n'ai jamais pu mettre en évidence les rapports entre le nerf latéral unique et

les organes latéraux, dont il est séparé sur tout son trajet par un canal et du tissu conjonctif.

Il me reste encore à mentionner une disposition qui est l'inverse de celle que nous avons vue chez la Perche : c'est celle du Gardon ou de la Tanche. Il existe bien une branche nerveuse qui suit la ligne, mais cette fois la ligne latérale est située entre le nerf latéral et la région ventrale de l'animal (fig. 6).

Pour résumer nous dirons :

1° Il existe une branche du Pneumogastrique qui s'étend depuis le ganglion de la dixième paire jusqu'à la nageoire caudale : sa présence est absolument constante. Elle envoie des ramifications à la peau et aux muscles voisins sur tout son trajet. Elle se termine par une arborescence dans les muscles de la nageoire caudale. Elle peut envoyer des ramifications à la ligne latérale lorsque celle-ci a une partie de son trajet qui coïncide avec le sien. C'est un nerf à la fois moteur et sensible.

2° Le nerf qui fournit des ramifications aux organes de la ligne latérale est une branche accessoire, issue également du ganglion de la dixième paire, branche très variable dans sa position et sans importance. Il est uniquement sensible.

Je vais maintenant passer aux trois questions particulières, qui complètent cette étude anatomique.

E. — Relations entre le nerf latéral et la moelle épinière.

L'existence de ces relations a été très discutée et mise en doute par un certain nombre d'anatomistes. La question en elle-même semble secondaire et pourtant elle touche à un problème important de l'organisation des Vertébrés : celui de la métamérisation du corps.

On s'est demandé s'il était possible de retrouver, dans la conformation du corps des Vertébrés, une disposition métamérique de certains organes qui rappellerait celle des Invertébrés.

BEARD (8) voit dans la disposition des organes latéraux de la tête des Poissons un reste de métamérisation. Les nerfs craniens de la tête des Vertébrés sont considérés comme des nerfs segmentaires et le Vague (dixième paire) serait le résultat de la fusion d'un certain nombre de nerfs ; le nombre de ses racines est d'ailleurs variable suivant les espèces considérées. Son

extension sur toute la longueur du corps (nerf latéral et nerf de la ligne latérale) permet de penser qu'il remplace un certain nombre de nerfs disposés métamériquement, et qui se rendraient aux organes sensoriels latéraux.

Les organes sensoriels latéraux, en effet, semblent bien être des organes disposés métamériquement.

A partir de la tête, ils sont placés d'une façon très régulière jusqu'à la nageoire caudale. Leur nombre correspond à celui des écailles latérales, et ce nombre d'écailles est constant pour une espèce donnée (c'est un caractère de détermination utilisé dans la systématique).

En présence de ces faits, une question se pose :

Est-il possible de retrouver des relations entre la moelle épinière et les organes sensoriels latéraux, en dehors de l'innervation par le nerf Vague ?

En ce qui concerne les relations entre moelle épinière et nerf latéral, BAUDELOT les a mises en évidence chez les Cyprins et les Brochets. Sachant la difficulté qu'il aurait à faire admettre ce fait, il fait appel au témoignage de ses élèves et il écrit :

« Pour ma part, je puis certifier que ces anastomoses (entre « le nerf latéral et les nerfs spinaux) existent. Je les ai vues « très distinctement sur plusieurs Cyprins et sur le Brochet ; « je les ai montrées aux personnes qui fréquentent mon labora- « toire. Elles sont toujours très fines et ont lieu tantôt à une « certaine profondeur, tantôt sous la peau ».

J'ai recherché, de mon côté, s'il était possible de retrouver ces relations chez d'autres Poissons. Je les ai nettement vues, mais en profondeur seulement, entre le nerf latéral et les racines de la moelle épinière chez la Truite, le Gardon et la Tanche.

L'anastomose n'existe qu'à une très courte distance de la nageoire caudale et coïncide, chez le Gardon, avec le point où la ligne latérale et le nerf latéral entrent en contact.

Cela suffit-il pour assimiler le nerf latéral à un nerf spinal ? La conclusion dépasserait peut-être le fait.

La signification de cette relation nerveuse paraît très différente et de toute autre importance. Je la considère comme la persistance de relations nerveuses embryonnaires entre l'axe nerveux et l'ébauche du système cutané sensoriel latéral. Ce

point sera plus utilement abordé dans la partie embryologique de ce travail ; il sera alors possible de rapprocher les faits anatomiques avec les faits embryologiques, et d'en apercevoir les conséquences.

F. — Les canaux latéraux.

En faisant la description des canaux latéraux chez la Truite, j'ai indiqué que ce sont des cavités tubulaires creusées, soit dans les cas du crâne, soit dans les écailles, soit dans le tissu conjonctif du derme. Ils parcourent la tête et le corps des Poissons.

Leur réseau, particulièrement compliqué dans la tête a été étudié avec beaucoup de détails par de nombreux auteurs, mais on a surtout cherché à décrire les trajets et les différences de trajets qui existent entre les différentes espèces de Poissons.

Or, ces différences de trajet sont vraiment insignifiantes et se réduisent à des particularités anatomiques négligeables.

Il semble que ce réseau de canaux soit relié à l'appareil circulatoire ; mais le liquide qu'il contient ne renferme aucun élément figuré. Certains auteurs, parmi lesquels CH. MAC. CLURE (45), pensent qu'il s'agit de canaux lymphatiques.

J'ai mis en évidence, dans une coupe du canal latéral du corps d'une Anguille (fig. 3, planche I) un mince vaisseau capillaire.

Il y aurait peut-être lieu de penser à une filtration du plasma du sang à travers les parois des capillaires, à l'exclusion des éléments figurés. Il est possible en effet que des globules ne puissent vivre dans un milieu en rapport avec le milieu liquide extérieur. Le liquide lymphatique des canaux servirait d'intermédiaire entre le milieu extérieur et le sang.

A son intérieur, le canal latéral contient les organes sensoriels et il semblerait, au premier abord, que le système de canaux soit lié au système sensoriel, puisqu'il est accompagné sur tout son trajet de filets nerveux et d'organes latéraux.

Pourtant il n'en est pas toujours ainsi et les faits montrent que, s'il y a juxtaposition et concordance des deux systèmes, il ne s'ensuit pas forcément qu'ils dépendent l'un de l'autre.

Pendant un séjour au laboratoire maritime de Roscoff, en septembre 1927, j'ai eu l'occasion de capturer et d'étudier un

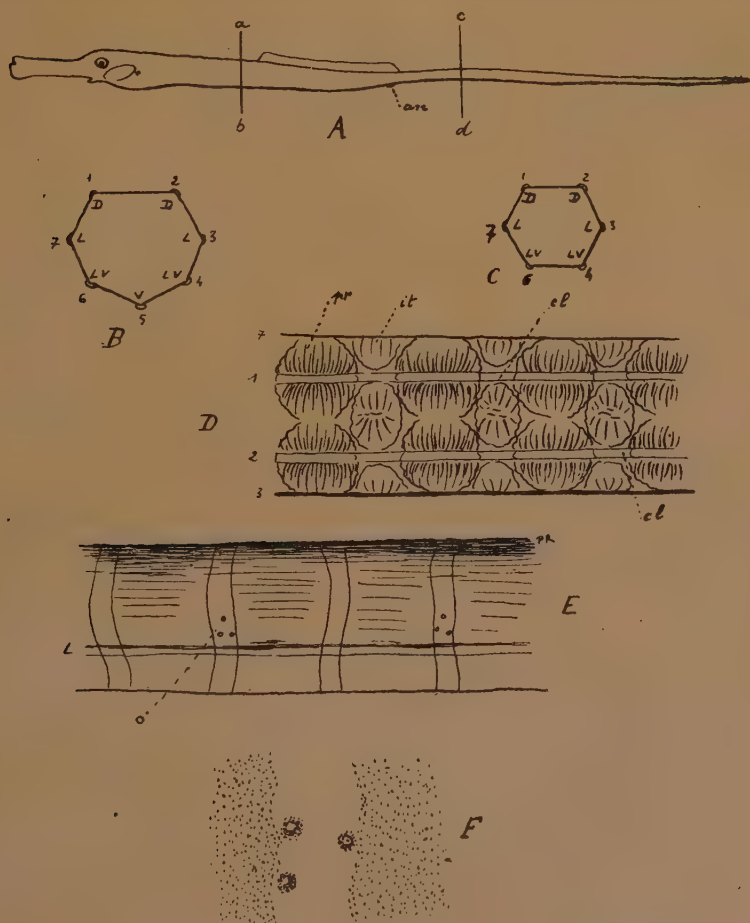


Fig. 8. — Système de canaux latéraux, chez *Enterulus æquorus*.

A. L'ensemble du corps de *Enterulus*. *an*, anus. — B. Coupe suivant *ab* (heptagone); D, canal dorsal; L, canal latéral; LV, canal latéral-ventral; V, canal ventral. — C. Coupe suivant *cd* (hexagone). Même légende que B. — D. Le corps de l'*Entelurus* (partie supérieure). *pr*, plaque principale; *it*, plaque intercalaire; *cl*, canal. — E. Disposition des organes sensoriels par rapport au canal latéral L; *o*, orifice des organes sensoriels. — F. Un organe sensoriel montrant les trois perforations.

certain nombre de Syngnathidés, Poissons téléostéens lophobranches : notamment, *Entelurus æquorus*.

Entelurus æquorus. — Le corps de l'*Entelurus æquorus* est parcouru, depuis l'opercule jusqu'à la région anale, par 7 canaux latéraux et 6 seulement de l'anus à la nageoire caudale (fig. 8).

Cette disposition particulière est due au fait suivant :

Le tronc de l'*Entelurus*, d'après MOREAU (57, p. 62) est octogone. C'est inexact : une coupe transversale du corps dans la région antérieure (de l'opercule à l'anus) m'a montré que la section obtenue est celle d'un heptagone qui présente, à chacun de ses angles, la section d'un canal latéral (fig. 7) ; à partir de l'anus la section devient celle d'un hexagone ayant également un canal à chaque angle.

Il existe : 2 canaux dorsaux (D), 2 canaux latéraux (L), 2 canaux latéraux-ventraux (LV), et 1 canal ventral (V).

Le canal ventral se termine à l'anus de telle sorte que le corps, heptagonal jusqu'à cet endroit, devient hexagonal, les canaux D, L, LV, subsistant seuls.

Ces canaux latéraux sont en relation avec des plaques dermiques qui forment, par leur emboîtement, de véritables anneaux recouvrant le corps de ces Poissons.

Bien que leur description ne touche pas directement à mon sujet, elle n'y est pas entièrement étrangère, et vaut d'être donnée, car je ne l'ai trouvée nulle par en détail.

Il existe deux sortes de plaques dermiques :

1° Plaques « d'angles » percées d'un canal et dont la succession forme (tout comme les écailles latérales des Téléostéens) les canaux latéraux.

Je les désigne sous le nom de plaques principales.

2° Plaques intercalaires qui sont situées entre les plaques principales et complètent l'armure du Poisson.

La forme des premières est à peu près constante : elles sont quadrangulaires et légèrement arrondies aux quatre coins.

Les secondes sont ovales ou circulaires suivant la forme de l'espace libre entre les plaques principales.

Pour faire le tour du corps, il faut 7 pièces principales et 7 pièces intercalaires.

Toute cette armure est recouverte par la peau. La teinte générale de cette peau est jaunâtre, le pigment jaune formant

un fond de teinte sur lequel est réparti assez uniformément un pigment mélanique.

De plus, on distingue des bandes transversales claires, à bordure plus sombre où le pigment mélanique existe seul. C'est sur ces bandes transversales que se trouvent les ouvertures auxquelles correspondent les organes latéraux. Tout le long du corps, il n'y a qu'une seule rangée de ces ouvertures, placée légèrement au-dessus du canal latéral (L) de chaque côté du corps.

Les ouvertures sont réparties par groupe de trois, dans la partie du corps qui va de la tête à l'anus et par groupe de deux ensuite ; quelquefois même il n'y a qu'une seule ouverture.

Il n'y a qu'une bande claire sur deux qui soit munie du groupe de perforations.

A partir de la région anale, lorsque les bandes sont absentes ou irrégulières les organes latéraux conservent rigoureusement leurs distances bien que le nombre des orifices qui les mettent en rapport avec le milieu extérieur soit moindre.

Sur la tête, il est impossible de suivre le trajet des canaux. On trouve cependant des orifices assez régulièrement disposés entre l'œil et la bouche.

Cette description montre bien que les canaux ne sont pas liés au développement du système sensoriel ni à sa présence ; il y a, dans beaucoup de cas, présence simultanée des deux appareils, mais des canaux latéraux peuvent exister sans organes latéraux : c'est le cas des Batraciens et même des Reptiles. CLIGNY (22, p. 67) signale qu'il existe un sinus lymphatique latéral, correspondant au canal latéral du Poisson, tout le long du corps chez *Coronella laevis*.

D'ailleurs, n'oublions pas que, chez le jeune Poisson, l'organe latéral est enchassé dans l'épiderme et il existe cependant un canal entre cet épiderme et la paroi musculaire. Ce n'est qu'au moment de la formation des écailles qu'un second canal se formera et sera en relation avec les organes sensoriels.

D'autre part, chez quelques espèces de Poissons privés d'écailles sur une partie ou sur la totalité du corps, les organes restent, pendant toute la vie de l'animal, inclus dans l'épiderme : Epinoches et Baudroies (GUITEL, 34).

Pour toutes ces raisons, il y a lieu de penser qu'il faut plutôt

chercher une relation entre les canaux latéraux et le squelette dermique, la formation de ce dernier entraîne, ainsi que nous le verrons (p. 54) une modification complète du système sensoriel cutané des Poissons.

G. — Les organes latéraux.

Leur étude aurait plutôt sa place dans la partie histologique de ce travail où nous les examinerons en détail, mais cependant, dans ce chapitre consacré à l'anatomie comparée, je dirai quelques mots de leurs dimensions par rapport à celles des autres organes latéraux et par rapport à la croissance du Poisson.

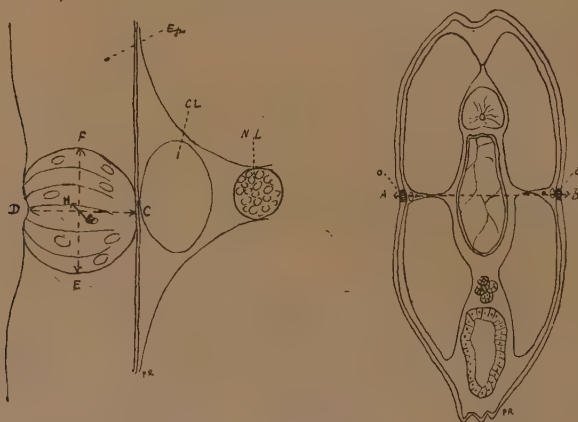


Fig. 9. — Dimensions de l'organe latéral chez l'alevin de Truite. Indication des mesures prises.

NL, nerf latéral ; CL, canal latéral ; Ep, épiderme ; CD, hauteur ; EF, largeur ; GH, profondeur ; AB, largeur du corps ; o, l'organe latéral.

Dimensions des organes latéraux. — En mesurant, pour les dessiner, quelques organes latéraux d'alevins de Truite je me suis aperçu que les dimensions de ces organes étaient sensiblement les mêmes chez des alevins d'âge très différent.

J'ai cherché alors, en multipliant ces mesures, à coordonner les résultats obtenus pour comparer entre eux ces organes et connaître leurs dimensions au fur et à mesure de la croissance du Poisson.

Pour éviter une trop longue énumération de chiffres, j'en indique seulement, dans le tableau ci-joint, un petit nombre

choisis assez espacés au cours du développement, de façon à montrer plus nettement mes observations et les résultats obtenus.

N°	Largeur du corps	Organes			Diamètre du nerf latéral
		Hauteur	Largeur	Profondeur	
37 0 K. S. 3.XII	514	23	31	40	42
37 0 K. S. 6.IX	514	23	30	41	42
61 24 B. S. 7.VI	1.000	33	39	60	26
61 24 B. S. 3.X.	1.300	30	30	60	26
97 67 B. S. 5.II.	1.500	26	42	60	42
97 67 B. S. 5.IV.	1.500	30,3	30	60	42
132 102 S. 1.X	2.000	30	33	60	53
132 102 S. 3.VIII.	2.000	33	33	50	53
49 (adulte).	25 mm.	30	75	90	210
50 (adulte).	25 mm.	30	90	90	210

La 1^{re} colonne est réservée aux références qui reportent aux préparations étudiées.

2^e colonne : La largeur est calculée suivant la ligne A B (Voir schéma ci-contre) (fig. 9). Cette ligne passe par les organes latéraux et la chorde dorsale.

3^e Hauteur : Distance entre la membrane basale et l'extrémité des cils des organes sensoriels (fig. 9) (Droite C D).

4^e Largeur : C'est la plus grande dimension de l'organe suivant la section transversale du corps (E F).

5^e Profondeur : C'est la plus grande dimension suivant le sens de la longueur du corps (G H, perpendiculaire à la fois à A B et C D).

Les chiffres sont indiqués en microns.

Les mesures ont été faites par le procédé banal du micromètre oculaire, après recherche du coefficient micrométrique des oculaires et des objectifs employés.

Voici donc les résultats des mesurations effectuées chez 4 alevins de Truite et un adulte.

Nous constatons tout d'abord, si l'on s'en tient à l'alevin, que la largeur du corps augmente de quatre fois sa dimension primitive et que le diamètre du nerf latéral suit rigoureusement cet accroissement. 37 O K correspond à un alevin à l'éclosion et 132-102 à un alevin de plus de trois mois. Durant ce laps de

temps la largeur du corps passe de 0 mm. 5 à — 2 mm. Le nerf latéral passe de 12 à 53.

Rien de semblable ne se produit pour les organes sensoriels. Nous constatons, et les chiffres sont formels, qu'ils restent sensiblement dans les mêmes limites pendant tout l'accroissement de l'alevin; en outre, cette durée de trois mois correspond à l'époque pendant laquelle les organes sensoriels latéraux conservent leur forme de boutons à la surface du corps. C'est en effet au bout de trois mois environ, comme nous le verrons, que se produit la transformation des organes chez la Truite et que les écailles prennent naissance.

Il est également intéressant de remarquer la différence qui existe entre les dimensions des organes des alevins et ceux des adultes.

Nous constatons cette fois que seules la largeur et la profondeur ont varié dans des proportions du simple au double. Les dimensions semblent du reste se maintenir ensuite, mais il ne m'est pas possible d'être très affirmatif sur ce point, car je n'ai pas pu étudier un assez grand nombre de Truites adultes d'âge très différent. Quant à la hauteur de l'organe, elle reste sensiblement la même.

Par contre, le nerf latéral augmente dans des proportions considérables et suit le développement du corps.

En résumé :

Nous constatons que les dimensions des organes sensoriels latéraux du corps de l'alevin de Truite restent les mêmes au cours du développement de cet alevin. Seul, augmente le diamètre du nerf latéral, et de ce fait son importance anatomique croît.

C'est là un fait intéressant, dont la signification ne peut être trouvée et mise en relief que par l'examen des faits d'histologie et d'embryologie.

III. — PALÉONTOLOGIE

Au début de ce travail, j'ai indiqué que mon but était de présenter la question de la ligne latérale comme une monographie. La partie paléontologique se trouve donc justifiée; elle

intervient ici comme une documentation supplémentaire destinée à fournir des matériaux qui peuvent avoir quelque intérêt.

Je me suis demandé, en effet, si l'examen des formes fossiles ne pouvait pas apporter de renseignements intéressants concernant la forme et les variations possibles de ce système sensoriel, en un mot si la paléontologie ne pouvait pas ajouter quelques précisions à l'étude morphologique comparée de la ligne latérale, comme elle le fait en d'autres circonstances.

A ma connaissance, personne n'a envisagé l'étude de la ligne latérale du point de vue général où je me place. De nombreux traités et mémoires de paléontologie signalent la présence de la ligne latérale chez certains Poissons fossiles, mais on n'a pas examiné les points suivants :

1° Les Placodermes et les Arthrodires, qui sont considérés comme les Poissons de l'époque primaire, ont-ils des canaux latéraux sur la tête et le corps ?

2° Existe-t-il des différences, au point de vue de la ligne latérale, entre les autres groupes de Poissons, en remontant dans les couches géologiques, et les Poissons vivant actuellement ?

A. — Placodermes et Arthrodires.

Ces deux groupes sont particuliers à l'époque primaire. Réunis autrefois sous le seul nom de Placodermes, ils sont actuellement considérés comme formant deux groupes distincts, tant au point de vue de leurs formes que de leurs affinités avec les espèces actuelles.

A. — Les Arthrodires possèdent des canaux sensoriels très nets qui sont indiqués par un certain nombre d'auteurs. Le travail le plus important à ce sujet est certainement celui de Erick A. son STENSIO (1921) (82). « On the head of the *Macropetalichthyids* ». Dans ce travail, STENSIO, donne la description des canaux latéraux de la tête des Arthrodires (fig. 10). Ces canaux sont absolument comparables à ceux du crâne de nos Poissons actuels. Je n'envisagerai pas ici les variations de forme, de trajet, décrites avec beaucoup de soin par l'auteur.

Le principal intérêt, en ce qui nous concerne, est de savoir

qu'ils existent indubitablement et nous retenons qu'il s'agit de Poissons datant du Dévonien (Middle Devonian limestone).

STENSIO, ainsi que WOODWARD d'ailleurs (1922), considèrent les Arthrodires et particulièrement les *Macropetalichthyids* comme de véritables Poissons qui peuvent être rapprochés des Elasmobranches.

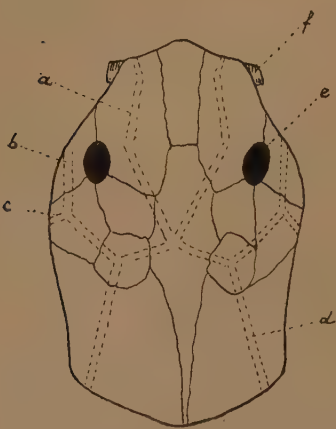


Fig. 40. — Restauration du plafond du crâne dermique de *Macropetalichthyis rapheidolabis* d'après Stensio.

a, canal supraorbital ; b, canal infra-orbital ; c, canal préoperculaire ; d, canal latéral céphalique ; e, orbite ; f, capsule nasale.

B. — Les Placodermes proprement dits peuvent être subdivisés en trois groupes :

Heterostracés (type : *Pteraspis*).

Osteostracés (type : *Cephalaspis*).

Antiarchés (type : *Pterichthys*).

Les avis sont partagés en ce qui concerne leur place dans la systématique des Poissons. Pendant longtemps, on en a fait des Crustacés (RÖMER 1856) ; puis RAY LANKESTER, (1863-1868) d'après les écailles d'un *Pteraspis*, les classa parmi les Poissons.

Ils ont été abondamment étudiés et décrits par AGASSIZ (1844), TRAQUAIR (1890) (84),

WOODWARD (1891) (89), DEAN (1896) (25), WATSON (1916) et ALLIS (1922).

Quelques auteurs trouvent chez certaines espèces de Placodermes des canaux latéraux sur les plaques de la tête et sur la carapace thoracique. Pour TRAQUAIR (1888) (81), il y aurait un système latéral marqué chez *Pterichthys* :

« This system consists of grooves which are apt to be and have often be mistaken for sutures, actual or obsolete ... »

Ceci montre déjà combien l'interprétation de ces éléments est difficile et RAY LANKESTER lui-même reconnaît que le traçe des « rainures latérales » des Placodermes est très différent de celui des Poissons typiques :

« The course of these grooves is very different from that pursued in typical pisces (fig. 11).

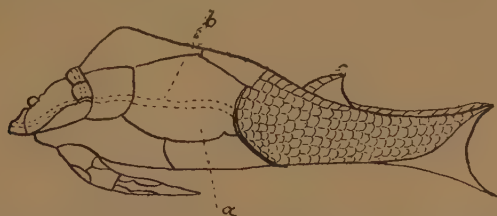


Fig. 11. — Aspect de la région latérale gauche d'un *Pterichtys* (restauré), d'après Woodward.

a, plaque postérieure dorso-latérale ; *b*, trajet du canal latéral.

J'ai cherché, sur des exemplaires de *Pterichtydés* et de *Céphalaspides* du Museum de Paris, si on pouvait découvrir des traces nettes de canaux latéraux.

Pterichtys cornutus du Dévonien de Lethen Bar (Ecosse) présente quelques saillies, fort irrégulières d'ailleurs, sur le bouclier céphalique et il est absolument impossible de dire qu'il s'agit là de système latéral.

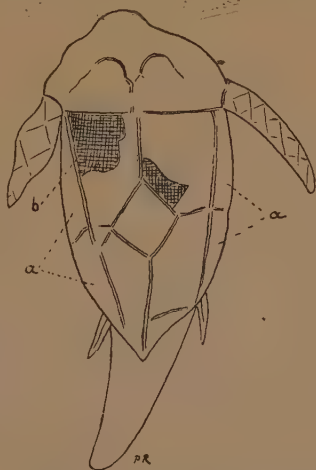


Fig. 12. — *Pterichtys cornutus* (face ventrale) (Dessin d'après un échantillon du Muséum d'Histoire Naturelle, galerie de Paléontologie).

a, plaques postérieures dorso-latérales sur lesquelles on a décrit le trajet de canaux latéraux (voir fig. 11) ; *b*, revêtement quadrillé des plaques

Quant aux saillies en forme de lignes régulières, elles ne se trouvent qu'au bord des plaques qui forment la cuirasse de l'animal et en suivent exactement le contour, comme le montre la figure ci-jointe (fig. 12). Sur ces grandes plaques, on voit nettement un revêtement finement quadrillé, qui ne semble pas avoir attiré l'attention des auteurs qui ont décrit les Placodermes.

Les photographies des exemplaires de *Pterichtydés* du British Museum ne nous apportent aucun renseignement au sujet des canaux latéraux et sont loin de montrer ce que représentent les schémas des mêmes exemplaires.

Chez *Cephalaspis Lyelli*, du Dévonien de Forfarshire (Ecosse), le boulier céphalique, de même, que le revêtement écailleux du corps, ne présentent aucune différenciation particulière pouvant être confondue avec un système de canaux latéraux.

La présence de canaux latéraux et d'un système sensoriel latéral chez les Placodermes proprement dits paraît très douteuse et ce n'est pas d'ailleurs sur des caractères si peu nets qu'on peut se baser pour faire, de ce groupe de fossiles, des Poissons. Les Arthrodires seuls, comme l'ont démontré quelques auteurs qui se plaçaient à un tout autre point de vue, doivent être réunis à ce groupe. STENSIO (82) dit en effet à ce sujet :

« With the comparatively good knowledge we now possess
« of their anatomy it is quite clear that the Arthrodires are true
« fishes and that, as recently pointed out by Woodward (1922),
« they have nothing to do with Ostracodermes which, as I have
« been able to make out are much lowly organised agnathous
« Vertebrates ».

En ce qui concerne les Arthrodires, la présence indiscutable des canaux latéraux est un critérium intéressant.

Au sujet des Placodermes, il y aurait peut-être lieu de mettre à part les Anaspidés (type : *Birkenia*) qui étaient autrefois rangés, eux aussi, parmi les Placodermes. J'ai examiné des échantillons de *Birkenia elegans* du Silurien supérieur de SEGGHOLM. Leur forme se rapproche de celle de nos Poissons actuels et il existe une ligne latérale assez nette le long du corps.

Nous sommes donc ici en présence de véritable Poissons, contemporains des Placodermes proprement dits et même antérieurs à eux, ce qui est un argument intéressant au même titre que la présence de la ligne latérale chez les Arthrodires.

B. — Les autres Poissons fossiles.

Avec les Poissons que nous allons voir maintenant la question de la présence de la ligne latérale et des canaux sensoriels du crâne ne peut donner lieu à aucun doute. A partir du moment où nous connaissons, dans les couches géologiques, les premiers Ganoides, la ligne latérale est très nette et possède les mêmes caractéristiques extérieures que celle des Poissons actuels.

J'ai examiné au Muséum un certain nombre de ces fossiles et voici les remarques que j'ai pu faire sur quelques-uns d'entre eux :

Rhabdolepis macropterus, Ganoïde du Permien de Lebach.

Sur le corps : ligne latérale constituée comme chez les Poissons actuels. Mais toutes les écailles de la ligne ne sont pas des écailles « latérales », avec la perforation habituelle. Il n'y en a, environ, qu'une sur deux ou trois qui soit perforée. Quelques-unes ont une simple ébauche du petit canal. D'autre part, par endroits, la ligne est irrégulière. Certaines écailles sont situées plus haut ou plus bas que la série linéaire qui va de l'opercule à la nageoire caudale.

Paramblypterus decorus. — Ganoïde du Houiller de Commeny. La ligne latérale, peu visible, ne paraît que sur les deux tiers de la longueur du corps. Elle est constituée par une série linéaire d'écailles occupant la région médiane du flanc du Poisson.

Amblypterus lateralis. — Ganoïde du Permien de Lebach. Ligne très visible sur la plus grande partie du corps. Écailles différenciées identiques à celles de nos Poissons actuels.

Amblypterus Duvernoyi. — Ganoïde des schistes bitumeux du Palatinat. La ligne latérale existe et forme une ligne courbe sur la région médiane du corps.

Euryotus incognitus. — (*Esox incognitus* de Blainville) ; sans localité. La partie antérieure du corps est seule conservée sur une longueur de 7 centimètres environ, mais montre avec une remarquable netteté la rangée d'écailles un peu au-dessous de la ligne médiane.

Pholidophorus. — Ganoïde. Ligne latérale visible. Les écailles de la ligne possèdent de petits renflements très légers analogues à ceux de nos Téléostéens actuels.

Belonostomus tenuirostris — Ganoïde du Kimmeridgien de Solenhofen. Indication très nette de la ligne latérale par une série de ponctuations tout le long du corps à partir de la région operculaire. Cette ligne est située un peu au-dessous de la colonne vertébrale dont la trace est également très visible sous le revêtement écailleux du corps.

Par contre chez *Lepidotus*, Poisson ganoïde, également du Kimmeridgien il n'y a aucune ligne latérale visible, malgré l'excellente conservation de l'échantillon.

Voici donc un certain nombre de formes que j'ai choisies parmi les plus anciennes connues. Il n'y a aucune différence avec les Poissons actuels.

Nous pouvons indiquer, pour terminer cette énumération, qu'un certain nombre d'auteurs ont mentionné la présence du système latéral au cours de la description de Poissons fossiles.

S. WOODWARD (89) montre l'existence de la ligne latérale chez les *Ctenothrissa*, Poissons du Crétacé, aux écailles pectinées. Il cite particulièrement : *Ct. radians* et *Ct. microcephala*.

ARAMBOURG (3), dans « les Poissons de Licata » l'indique également chez *Myctophum dorsale* (Clupeidés) et *Pseudovomer* (Labridés).

C. — Conclusions.

Que pouvons-nous conclure de ce rapide aperçu sur les Poissons fossiles ?

Nous sommes d'abord obligés de reconnaître qu'il n'y a aucune différence notable entre les Poissons actuels et les Poissons fossiles, les Placodermes étant mis à part. La forme générale du corps est semblable, le revêtement écailleux identique.

Nous avons retrouvé, chez ces Poissons fossiles, une ligne latérale semblable à celle des Poissons qui vivent actuellement. Les Arthrodires, qui sont certainement, à l'heure actuelle, les Poissons les plus anciens que nous connaissions, sont eux-mêmes pourvus de ce système sensoriel.

Les Placodermes seuls, doivent être mis à part pour les raisons que j'ai indiquées. La présence d'une ligne latérale, chez ces animaux, est plus que douteuse et leur place dans la systématique est trop incertaine.

Il n'y a pas, chez les autres Poissons fossiles, de formes particulières de la ligne latérale du corps et des canaux latéraux de la tête. Il peut y avoir évidemment de légères différences de trajet chez quelques espèces comme cela existe d'ailleurs chez les Poissons actuels. Nous avons vu, dans la partie de ce travail consacrée à l'anatomie comparée, qu'il pouvait exister des lignes latérales incomplètes ; ce sont des variations, quelquefois spécifiques, souvent individuelles, qui existent aussi bien chez les Poissons fossiles, comme nous l'avons vu avec *Rhabdolepis macropterus*.

Pour toutes ces raisons, l'étude des Poissons fossiles n'a pu me fournir aucun renseignement au sujet de la formation de l'appareil latéral et de ses transformations au cours du développement du Poisson.

Cette étude paléontologique de la ligne latérale fournit, en tous cas, un renseignement utile :

Il y a lieu de retenir que les Poissons de l'époque primaire, déjà très semblables à ceux d'aujourd'hui, avaient un système sensoriel latéral qui ne différait pas essentiellement de celui de nos Poissons actuels.

IV. — HISTOLOGIE

La plupart des auteurs ramènent les organes latéraux des Poissons à un seul type et les comparent aux bourgeons du goût.

Voici la description donnée par M. INTOSH (53).

The external sensory organs consists of a somewhat elliptical aggregation of granular columnar cells from which a number of very fine and apparently « rigidly erect palpcils project ».

« A delicate nerve filament passes from it to the muscular plates and so the central nervous system. This filament « shows a slight enlargement at its proximal end and another « dilatation just as it approaches the external sensory organs ».

Cette description d'un type est très exacte, mais n'est cependant pas valable pour tous les organes latéraux.

Il y a lieu de faire quelques distinctions. L'organe ayant la forme de bourgeon sensoriel libre à la surface de la peau n'est pas celui de l'adulte dans le cas général. On le trouve ainsi constitué chez le jeune Poisson, chez l'alevin qui n'a pas encore ses écailles.

Pourtant chez certaines espèces (Ex. : Gastérostéidés) la forme de bourgeons libres peut persister chez l'adulte.

Dans ce chapitre consacré à l'histologie, je vais d'abord donner la classification qu'avait établie P. DE SÈDE, des différentes formes d'organes latéraux ; puis je montrerai, par la description de quelques types d'organes, que la forme et la place de l'organe latéral dans la peau du Poisson sont conditionnées par

les modifications dermo-épidermiques qui amènent la présence des écailles.

A. — Variabilité des dispositions des organes de la ligne latérale.

Suivant Paul DE SÈDE DE LIÉOUX (81), les dispositions variables que peuvent présenter les organes sensoriels de la ligne latérale se classeraient ainsi :

Organes dont les terminaisons nerveuses sont :

- | | |
|--|--|
| A) Visibles au dehors | $\left\{ \begin{array}{l} a) \text{ nues : Épinoche} \\ b) \text{ au fond d'un tube membraneux : Gobius.} \\ c) \text{ Canaux latéraux (Sole, Perche).} \end{array} \right.$ |
| B) Contenues dans : | |
| $\left\{ \begin{array}{l} b) \text{ Tubes fasciculés} \\ c) \text{ Follicules clos : Torpille.} \end{array} \right.$ | $\left\{ \begin{array}{l} 1) \text{ courts, réunis dans une poche commune (Galeus, Myxine);} \\ 2) \text{ allongés et indépendants (tubes de Lorenzini) Sélaciens.} \end{array} \right.$ |

Cette classification est très intéressante, puisqu'elle met en évidence les variations d'aspect des organes de la ligne latérale chez un certain nombre d'espèces. Elle est cependant insuffisante, car elle ne tient pas compte des variations possibles des organes pendant la vie des Poissons.

C'est pourquoi, me basant sur les données anatomiques et embryologiques, je crois qu'il y a lieu de considérer seulement deux sortes d'organes latéraux :

1^o Organes libres à la surface de la peau pendant toute la vie du Poisson : Ex. Épinoche.

2^o Organes latéraux subissant une transformation au cours du développement du Poisson : Ex. : Truite.

Notons dès maintenant que le 2^e groupe renferme la majorité des Poissons, Sélaciens, Ganoides et Téléostéens.

Dans le 1^{er} groupe, ne se rencontrent guère que quelques espèces telles que : Gastérostéidés (Épinoches) ; quelques Blenniidés, et les Pediculati (Baudroies).

Je vais décrire maintenant en détail :

Un organe latéral chez l'Épinoche — organe libre.

Un organe d'alevin de Truite — organe libre.

Un organe de Truite adulte — organe éloigné de la surface.

Un organe d'Anguille adulte — éloigné de la surface.

La comparaison de ces organes latéraux me permettra de mettre en évidence la distinction que je fais entre jeunes et adultes, chez les Poissons du 2^e groupe par rapport à ceux du 1^{er} groupe.

B. — Organe latéral de l'Épinoche adulte (Planche I fig. 2).

L'épiderme de l'Épinoche est constitué par 6 ou 7 rangées de cellules hautes et étroites. Le long de la ligne latérale, les organes se trouvent enchassés dans l'épiderme qui forme en ces points une saillie interne dans le derme.

L'organe se compose d'un massif de cellules (40 à 50 environ).

Chacune de ces cellules est très allongée et possède un noyau à sa base : elle se rétrécit à la partie supérieure et se termine en pointe dans une petite cavité creusée à l'intérieur de la première rangée de cellules épidermiques.

Pas de cellules de soutien : l'ensemble de l'organe repose directement sur la membrane basale, et elle est entourée par les cellules épidermiques.

La membrane basale est séparée de la musculature du corps par une épaisse gaine de tissu conjonctif très feutré, traversé seulement de minces fibres nerveuses qui proviennent du nerf de la ligne latérale situé entre les muscles latéraux du corps.

J'ai mis ces filets nerveux en évidence d'une façon particulièrement nette par une simple coloration au glychémalun. Ils apparaissent sous forme de filets très fins accompagnés sur tout leur trajet par des noyaux. Ces filets nerveux sont des neurofibrilles, parmi lesquelles se trouvent des éléments de SCHWANN allongés, absolument semblables à ceux qui ont été décrits par DIMITRESKO chez *Scyllium canicula* (26).

C. — Organe latéral chez l'alevin de Truite (Fig. 13 et 14 et Planche I fig. 1).

A partir de l'éclosion de l'alevin jusqu'à l'âge de 3 mois environ, les organes sensoriels latéraux conservent leur forme

et leur place tout le long de la ligne latérale du corps du Poisson.

Je prends comme exemple un alevin de deux mois environ :

L'organe est inclus dans l'épiderme, qui se trouve à cet endroit légèrement renflé vers l'extérieur et qui peut avoir trois ou quatre rangées de cellules. Ailleurs, il n'en possède que deux.

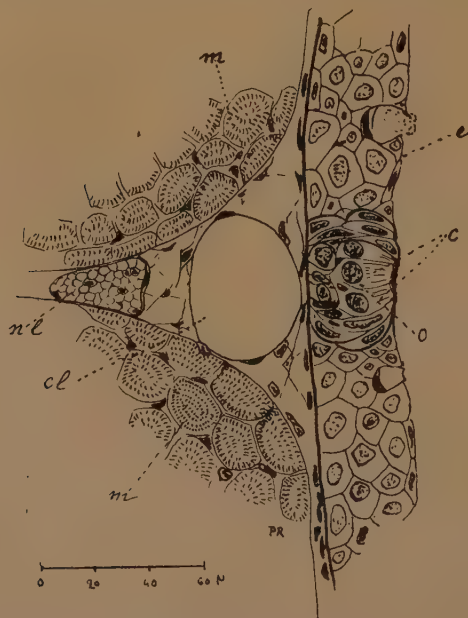


Fig. 13. — L'organe sensoriel latéral de l'alevin de Truite (Ensemble)
(prép. : 61-24, B. 6).

o, organe latéral ; *e*, épiderme ; *c*, cellules sensorielles de l'organe ; *cl*, canal latéral ; *nl*, nerf latéral ; *m*, muscles latéraux.

L'organe comprend :

Un massif de cellules basales et de soutien. Ces deux sortes de cellules sont identiques et ne se distinguent que par leur situation par rapport au massif sensoriel interne, les premières étant situées entre la membrane basale et les cellules sensorielles, les secondes étant aplaties entre les cellules épidermiques et les sensorielles. On peut compter jusqu'à cent cellules basales et de soutien.

La partie sensorielle de l'organe est constituée par un petit groupe de cellules pyramidales à noyaux arrondis, à corps

cellulaires allongés ayant une structure fibrillaire à leur partie supérieure et qui se terminent par des touffes de cils très fins dans une fossette creusée dans l'épiderme.

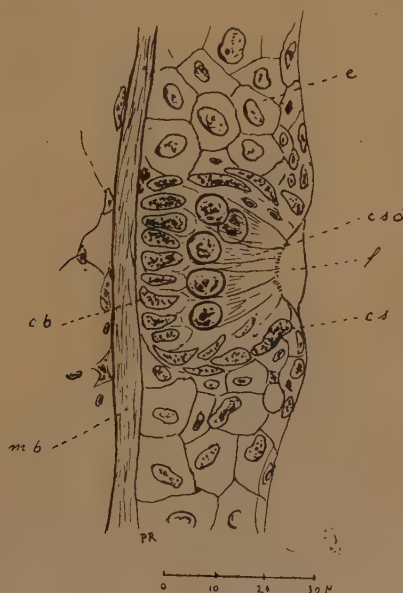


Fig. 14. — Organe sensoriel latéral de l'alevin de Truite (Détail)

(prép. : n° 14, 97-67, S. 4).

e, épiderme ; *cso*, cellules sensorielles de l'organe ; *f*, fossette épidermique ; *cs*, cellule de soutien ; *cb*, cellules basales ; *mb*, membrane basale.

Je ne suis jamais arrivé à mettre en évidence des relations unissant ces organes latéraux et le nerf de la ligne, situé bien en arrière de l'organe, entre les muscles latéraux et au voisinage immédiat du canal latéral.

D. — Organe latéral de la Truite adulte (Fig. 15 et 16).

Nous avons cette fois un organe qui s'est séparé complètement de l'épiderme (nous verrons comment plus loin) et qui se trouve encastré dans la partie profonde de l'écaille de la ligne latérale. Chaque écaille renferme un organe.

Nous avons, chez le jeune, un petit massif cellulaire. Chez l'adulte, nous avons une bande cellulaire qui n'a pas plus de hauteur que l'organe de l'alevin (J'ai indiqué les dimensions de

ces organes page 35). Mais la partie sensorielle s'est élargie. De plus un certain nombre de cellules sont vacuolaires.

La première rangée, basale, est assez homogène. Les noyaux sont allongés; mais les cellules sensorielles proprement dites sont beaucoup plus irrégulières que chez l'alevin et semblent, autant que j'aie pu le voir, dégénérer davantage chez le Poisson plus âgé.

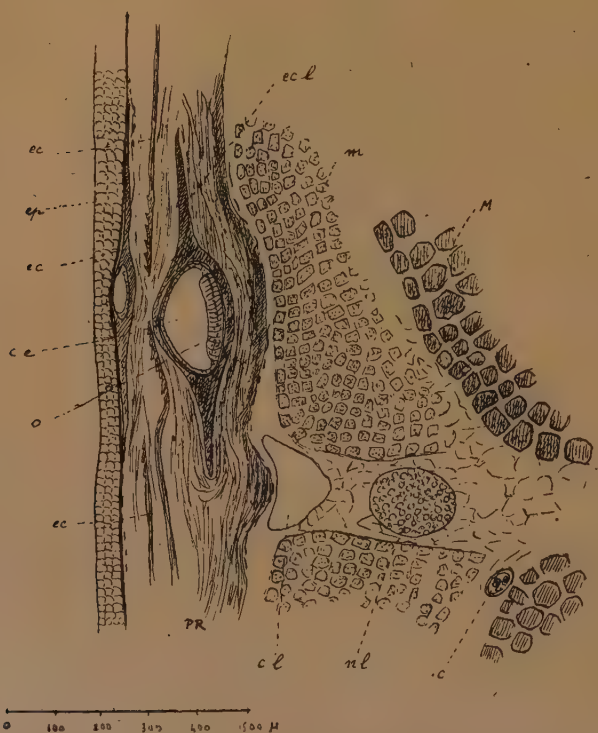


Fig. 13. — Organe sensoriel latéral de la Truite adulte (no 49) (Ensemble). *ep*, épiderme; *ec*, écailles; *ecl*, écaille latérale; *ce*, canal de l'écaille; *o*, organe sensoriel; *cl*, canal latéral; *nl*, nerf latéral; *c*, vaisseau capillaire; *m*, muscles latéraux; *M* et *m*, muscles.

Le protoplasme des cellules sensorielles a une apparence fibrillaire et les cils qui existaient dans le bourgeon latéral de l'alevin sont remplacés par un plateau strié.

L'organe tapisse la paroi interne de la cavité de l'écaille sur la moitié environ de sa surface. Une section de cette cavité montre que le reste de cette surface est recouvert par un épithé-

lium cylindrique assez irrégulier. La cavité de l'écaille communique avec l'extérieur par une petite ouverture souvent oblitérée par du mucus. Quelquefois même, il arrive que les dernières écailles de la ligne, au voisinage de la nageoire caudale, ne sont pas perforées.



Fig. 16. — Organe sensoriel latéral du corps de la Truite adulte, à l'intérieur du canal de l'écaille, n° 49 (Détail).

ec, écaille (en quadrillé); *c*, canal; *o*, organe latéral; *cs*, cellules sensorielles; *cb*, cellules basales; *p*, plateau strié; *e*, épithélium.

E. — Organe latéral de l'Anguille (Fig. 17 et Planche I, fig. 3).

L'organe est assez semblable à celui de la Truite adulte, mais il possède cependant quelques particularités intéressantes.

Il ne possède qu'une seule rangée de cellules hautes qui sont plus étalées sur la paroi interne de l'écaille que chez la Truite. Le protoplasme possède une structure d'apparence fibrillaire dans sa partie supérieure et se termine dans la cavité de l'écaille par un plateau strié, particulièrement net.

D'autre part, dans la série de préparations que j'ai effectuées, j'ai eu la chance d'obtenir la section d'un capillaire sanguin. (Voir fig. 3 de la planche I).

On voit le passage du capillaire par une ouverture de l'écaïlle : les hématies se rendent jusqu'à la base de l'organe.



Fig. 17. — Organe latéral de l'Anguille.

ep, épiderme ; *tc*, tissu conjonctif ; *gf*, gaine fibreuse ; *cs*, cellules sensorielles ; *gs*, globules rouges, dans un capillaire.

Ces quatre descriptions montrent qu'il n'y a pas lieu d'établir une classification des organes latéraux, mais qu'il faut seulement considérer deux catégories de Poissons :

1° Ceux qui n'ont pas de revêtement osseux dermo-épidermique, et chez lesquels les organes latéraux gardent la même forme et la même situation chez l'alevin et chez l'adulte.

Ce sont les Gastérostéidés (Epinoche), les Pediculati (Baudroie) et certains Gobius.

2° Ceux qui possèdent des écailles. Chez ces Poissons, l'organe, libre chez le jeune (Truite par exemple) change de forme et s'éloigne de la surface du corps.

Comment s'effectue cette transformation ? C'est ce que le chapitre suivant, consacré à l'embryologie et au développement post-embryonnaire de l'organe va nous apprendre.

V. — EMBRYOLOGIE

Si le développement embryologique de la ligne latérale est bien connu pour avoir été étudié par un certain nombre d'auteurs, HOFFMANN (1881), BALFOUR (1883), BEARD (1884), HENNEGUY (1889), HARRISON (1904-1906), il ne semble pas que la formation des organes sensoriels et surtout la destinée de ces organes, et leur évolution « post-embryonnaire » ait particulièrement retenu l'attention.

A mon avis, cette évolution a une très grande importance et j'insisterai sur ce point.

Je dois indiquer que je limite l'étude embryologique aux

Téléostéens et mes observations personnelles sur les modifications des organes, à la Truite.

Je distingue quatre états successifs dans l'évolution des organes latéraux des Téléostéens :

Un développement embryonnaire proprement dit, qui s'arrête à l'éclosion de l'alevin.

Une période durant laquelle les organes ont une existence libre à la surface de la peau : cette période va de l'éclosion à la formation des écailles.

Une période de transformation qui se produit au moment du développement de la première rangée d'écailles. Cette transformation aboutit à un état définitif des organes de la ligne latérale, qui subsistera pendant toute la vie du Poisson.

Ce chapitre embryologique va me permettre d'étudier les deux périodes de développement, puisque nous avons vu dans le chapitre précédent (p. 43) quelle était la constitution de l'organe sensoriel chez l'alevin et chez l'adulte de la Truite.

A. — Développement embryonnaire.

La première ébauche de la ligne latérale du corps dans l'embryon de Truite apparaît au stade H de Henneguy.

A ce stade, l'embryon a une longueur de 3 centimètres environ et possède de 18 à 22 somites. L'axe nerveux et la chorde sont formés. L'ébauche de la ligne latérale se présente de la façon suivante :

Une coupe transversale passant en arrière de la région cardiaque présente, de chaque côté de l'embryon, au niveau de l'intestin primitif, un ectoderme épaissi formé d'une rangée de cellules, plus allongées dans le sens vertical que les autres cellules de l'épiderme.

Cet épiderme renflé n'est pas à proprement parler, ainsi que l'indiquait HENNEGUY (37), le rudiment du canal latéral, mais bien l'ébauche de l'organe lui-même. Quant au canal latéral, il se forme plus tard, dans la lame mésodermique située entre l'épiderme et la masse musculaire.

Sous l'action probable de l'accroissement de volume des cellules épidermiques, les hautes cellules de l'épaississement se

replient vers l'intérieur du corps et forment un massif, un bourgeon cellulaire.

Les cellules épidermiques se tassent autour des cellules de l'organe. On a alors un groupe de cellules neuro-épithéliales formé par les hautes cellules originelles, et entouré par les cellules épidermiques différenciées. L'organe sensoriel est ainsi définitivement constitué.

Tout le long du corps, suivant la ligne latérale, se forment ainsi un certain nombre d'organes sensitifs semblables, disposés à intervalles réguliers.

Un fait me paraît important à signaler au sujet de nombre des organes ainsi formés :

J'ai remarqué, sur la plupart des embryons de Truite que j'ai examinés, que l'organe sensoriel était constitué par deux boutons sensitifs superposés dans le sens transversal : il y avait, non pas une ligne d'organes, mais, en quelque sorte, deux lignes accolées. Mais cet état ne subsiste pas chez l'alevin : peu après l'éclosion, on ne trouve plus qu'un seul bouton sensitif constituant l'organe sensoriel. Je n'ai pas pu suivre le processus de la disparition de ces organes.

Le fait le plus notable de la formation des organes sensitifs me paraît être leur disposition à intervalles réguliers.

Quel peut être le facteur déterminant la position des organes tout le long du corps ?

On pense aujourd'hui (Exp. de HARRISON) que la ligne latérale du tronc doit être considérée comme une extension de la placode épibranchiale du vague. On a, comme le dit BEARD, un envahissement du tronc par des éléments nerveux d'origine céphalique.

Mais ce n'est pas cette innervation qui détermine la place des organes latéraux. J'ai cherché si cet emplacement n'était pas dû à un autre facteur.

Une série de coupes transversales chez des embryons, au début de la formation de l'organe, m'a permis de voir qu'il y avait une action directe de l'axe nerveux ; la moelle épinière, chez l'embryon, fournit d'une façon métamérique des éléments nerveux, à chacune des places où se forme un organe sensoriel latéral (Voir planche II, fig. 5 et fig. 8).

La figure 5 montre un organe en voie de formation. Le

groupe de cellules neuroépithéliales a pris la forme d'une demi-rosace, mais l'organe paraît faire saillie à l'extérieur, alors qu'en réalité il est plutôt en retrait dans le septum qui existe entre les masses musculaires.

Le principal intérêt de cette préparation consiste dans la racine ventrale de la moelle épinière, dont les éléments cellulaires descendent le long de la chorde dorsale. Leur trajet principal suit le septum intermusculaire et les cellules vont se mettre en rapport avec les cellules neuroépithéliales de l'organe sensoriel. Or, il existe déjà un cordon cellulaire (placode latérale du vague, d'origine crânienne) qui part de la tête et suit le trajet de la ligne latérale jusqu'à la queue.

En dehors de la présence de ce nerf, qui sera définitif, il semblerait que la moelle épinière prenne part au développement des organes latéraux. Ces relations métamériques ne sont pas incompatibles avec la théorie de la formation crânienne de la ligne latérale.

L'organe sensoriel latéral aurait alors une triple origine :

1° Les cellules neuroépithéliales proviennent de l'épiderme.

2° Il existe une relation embryonnaire avec la moelle épinière, sous forme de branches métamériques qui se résorbent après formation définitive de l'organe (il est en effet impossible de les retrouver chez des alevins et chez les adultes). On constate leur présence seulement pendant la période embryonnaire. A chaque nerf correspond alors un organe sensoriel, en voie de formation.

3° Une conduction définitive en rapport avec le système ner-

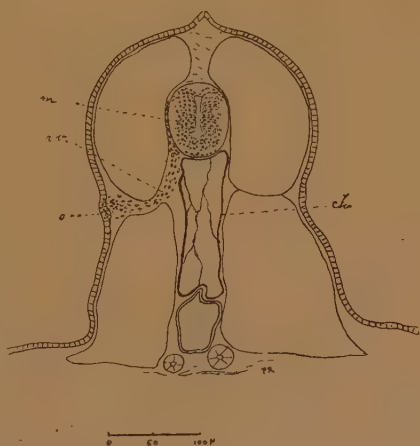


Fig. 18. — Relation entre la moelle épinière et l'organe sensoriel latéral du corps chez l'embryon de Truite (Schéma) (préparation : n° 13,32 B. HE. S. 3).

ch, chorde dorsale ; m, moelle épinière ; o, organe latéral (en voie de formation) ; rv, racine ventrale de la moelle (Pour le détail voir planche II, fig. 5).

veux central par l'intermédiaire d'un nerf provenant de la placode du vague.

Voilà donc quelle est la formation des organes sensoriels chez l'embryon.

A partir de l'éclosion de l'alevin jusqu'à l'âge de 3 mois environ, ils conservent leurs formes et leurs dimensions, ainsi que je l'ai montré page 33.

Mais l'évolution de l'organe ne s'arrête pas là. Après cette période d'état, va intervenir la formation des écailles qui modifiera la disposition et la forme des organes sensoriels. Nous aurons alors une reprise du développement (développement post-embryonnaire), que je vais maintenant décrire.

B. — Développement post-embryonnaire. Formation des écailles.

D'organe externe, libre à la surface du corps de l'alevin, le bourgeon sensoriel latéral va devenir organe interne et cette modification est incontestablement liée, ainsi que je vais le montrer, au développement des écailles.

L'alevin de Truite, âgé de 3 mois environ, possède une longueur moyenne de 5 centimètres.

A ce stade, le corps, dépourvu d'écailles, est de couleur sombre sur la région dorsale, et d'une teinte gris argenté sur la région ventrale. La ligne latérale apparaît sous forme d'un sillon nettement visible tout le long du corps, depuis l'opercule jusqu'à la nageoire caudale.

Les écailles vont commencer à se montrer, et j'insiste sur les faits suivants qui n'ont jamais été indiqués, et qui me paraissent avoir un certain intérêt :

1^o Les premières écailles qui se forment sur le corps de la Truite sont précisément celles de la ligne latérale.

2^o Ces écailles forment une rangée longitudinale tout le long de la ligne, première rangée parallèlement à laquelle s'établiront, en disposition imbriquée, les autres écailles.

3^o Chaque écaille se forme à l'endroit où se trouve un organe sensoriel.

Voici, en détail, la transformation de l'organe sensoriel en rapport avec la formation d'une des premières écailles :

1. Schémas 1 et 2 (fig. 19).

Coupe transversale du corps d'un alevin de 2 mois (schéma 1).

A 3 mois (schéma 2), l'organe est encore enchassé dans l'épiderme, mais on constate que la région épidermique s'accroît en



Fig. 19. — Schémas de la transformation de l'organe latéral du corps de l'alevin de Truite (6 phases).

ep, épiderme ; *o*, organe ; *cl*, canal latéral ; *nl*, nerf latéral ; *lf*, lame fibreuse ; *sc*, scléroblastes ; *cd*, cellules sensorielles dédifférenciées ; *ec*, écailles en formation ; *ecl*, écaille latérale ; *ce*, canal de l'écaille ; *os*, organe sensoriel définitif.

épaisseur tout le long de la ligne latérale, aussi bien entre les organes qu'à leur niveau. On a une saillie externe et interne, la saillie interne provenant du décollement de la membrane

basale, et la saillie externe d'une prolifération des cellules épidermiques qui entourent l'organe sensoriel.

2. Schéma 3 (fig. 19 et fig. 20).

La membrane basale, qui s'est complètement séparée de l'organe latéral, devient lamellaire. Entre elle et l'épiderme

se forme une lame fibreuse, entourée de scléroblastes, première ébauche de l'écaille.

3. Schéma 4 (fig. 19).

Cette lame est d'abord simple : elle s'allonge peu à peu. Pendant ce temps, l'organe sensoriel s'enfonce en profondeur, tout en restant en communication avec l'extérieur par un canal de plus en plus étroit.

4. Schéma 5 (fig. 19 et Planche I, fig. 4).

La lame fibreuse se bifurque à ses deux extrémités et les deux prolongements externes s'incurvent. Les cellules de l'organe sensoriel, qui se trouvent alors comprises dans le tube formé par la lame fibreuse repliée, perdent leur disposition en bourgeon, se disloquent, et forment un amas de cellules arrondies, un syncytium. Il semble qu'il y ait

là un phénomène de dédifférenciation cellulaire : les cellules nerveuses reviennent à un état primitif, embryonnaire, le corps cellulaire est très réduit, le noyau est, par contre, très volumineux.

5. Schéma 6 (fig. 19 et 21).

La lame fibreuse externe poursuit son développement. Ses deux prolongements externes viennent rejoindre les bords d'une autre lame qui s'est formée en avant de l'organe.

Il y a formation d'une sorte de sac, première ébauche de la cavité interne de l'écaille latérale. Les cellules dédifférenciées

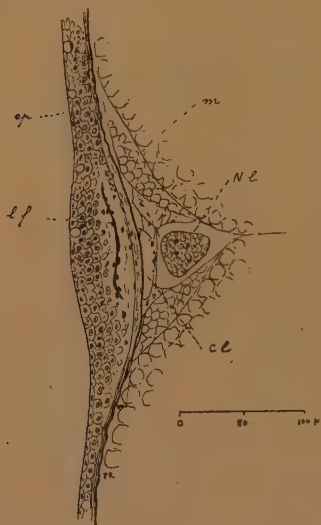


Fig. 20. — Formation de l'écaille latérale, première écaille du corps. La lame fibreuse, dans un intervalle entre deux organes sensoriels (prép. : n° 23, S. 4, IV).

ep, épiderme; *lf*, lame de l'écaille; *cl*, canal latéral; *m*, muscles; *Nl*, nerf latéral.

sont complètement entourées. A ce moment, ces cellules différenciées se groupent le long de la paroi interne de la cavité, tapissent cette paroi et constituent alors un plateau sensoriel formé d'une ou deux couches de cellules. Il est probable, qu'étant donné le nombre relativement faible des cellules de l'organe sensoriel latéral primitif, les cellules épidermiques, qui entouraient l'organe au moment de sa différenciation, doivent entrer dans la formation du nouvel organe sensoriel.

A l'extérieur, l'écaille continue son développement : les deux prolongements internes fibreux s'allongent et constituent la lame de l'écaille enfoncée dans l'épiderme.

L'organe est définitivement constitué. Il est renfermé à l'intérieur de la cavité de l'écaille et ne correspond plus avec l'extérieur que par le canal de l'écaille latérale.

Il conservera désormais cette disposition, chez l'adulte, pendant toute la vie du Poisson.

Comme je l'ai indiqué plus haut, à chaque organe latéral correspond la formation d'une écaille. Nous avons ainsi une première rangée à partir de laquelle, du côté de la région dorsale et de la région ventrale, se formeront les autres écailles. Dans le schéma 6, on aperçoit les extrémités de deux écailles voisines, *ec.*, en voie de formation.

Remarque. Il est intéressant de noter que, chez les Sélaciens, les organes sensoriels latéraux subissent toute cette évolution

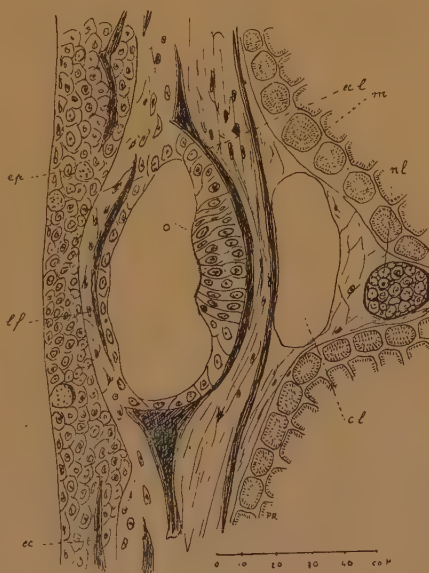


Fig. 21. — Dernière phase de la transformation de l'organe sensoriel latéral du corps (prép : 234-264).

ep, épiderme ; *m*, muscles ; *nl*, nerf latéral ; *cl*, canal latéral ; *ecl*, écaille latérale ; *lf*, lame fibreuse en voie de développement ; *ec*, écailles voisines qui commencent à se former ; *o*, organe sensoriel.

chez l'embryon même. La période d'état n'existe pas et l'organe sensoriel, formé dans l'épiderme (voir DIMITRESCO, 26), s'enfonce aussitôt après sa formation à l'intérieur de l'épiderme et se trouve logé dans un canal latéral. Cependant la formation de l'organe définitif est différente, en ce sens que les écailles n'interviennent pas pour modifier la forme de l'organe, car elles en sont indépendantes.

Les matériaux m'ont manqué pour faire une comparaison de détail entre le développement de l'organe dans les deux groupes.

VI. — PHYSIOLOGIE

Aux renseignements fournis par l'anatomie comparée, l'histologie et l'embryologie, il importe d'ajouter ceux que donne la physiologie en cherchant à préciser le rôle des organes latéraux dans la vie du Poisson.

Les organes sensoriels latéraux du corps sont faciles à atteindre par l'expérimentation.

Pourtant les faits observés et les nombreux essais tentés à ce sujet ne procurent que des indications incertaines et controversées. C'est que tout n'est pas simple dans l'interprétation de ces expériences et la difficulté augmente en raison des facteurs inhérents au milieu liquide ; cette circonstance rend tout particulièrement indispensables les précautions destinées à éviter les causes d'erreur.

En faisant la bibliographie de la ligne latérale, j'ai indiqué que les expériences de physiologie dataient de Paul DE SÈDE DE LIÉOUX.

Pour essayer de comprendre le rôle des organes latéraux, les différents auteurs ont procédé de deux façons :

1° Recherche des résultats obtenus après section du nerf ou destruction des organes.

2° Recherche du stimulus des organes latéraux.

Je vais m'étendre sur ces deux points en indiquant d'abord les méthodes employées et les résultats obtenus et, pour chacun de ces deux points, j'apporterai des expériences personnelles qui me permettront de discuter les résultats précédemment acquis.

A. — Destruction de la ligne latérale.

Elle a généralement été effectuée par cautérisation des organes ou section du nerf de la ligne.

PAUL DE SÈDE (81) constate que, chez les Perches, la section du nerf latéral, qu'il enlève sur une certaine longueur, amène « une certaine difficulté à se guider » (page 57).

RICHARD (70) fait des expériences sur le Cyprin doré. Il enlève les écailles « latérales ». Remis dans l'eau, le Poisson ne peut plus se maintenir sans effort en un point entre la surface et le fond. L'animal meurt 5 jours plus tard.

Dans une seconde expérience, RICHARD cautérise la ligne latérale par le nitrate d'argent et constate les mêmes résultats.

Il conclut que ces expériences montrent une relation entre la ligne latérale et la vessie natatoire. La ligne latérale serait le point de départ sensitif du réflexe qui amène des variations de quantité de gaz dans la vessie, pour permettre à l'animal de se maintenir en un point donné avec le minimum d'efforts, en modifiant chaque fois sa densité.

Quelque temps après les expériences ci-dessus, P. BONNIER (11) discute le procédé de RICHARD.

Pour lui, les résultats obtenus par RICHARD ne proviennent que des traumatismes exercés par l'opération. A son tour, il fait des expériences en ne détruisant que la périphérie de l'organe et admet que la ligne latérale joue un rôle dans la perception et l'orientation des ébranlements qui traversent le milieu où baigne l'animal. Il appelle cette perception « seïsesthésie ». Je mentionnerai encore un autre travail, bien que cette fois il n'y ait pas destruction de la ligne latérale, mais seulement anesthésie : en 1926, CHARVOZ (17) fait des essais très intéressants d'anesthésie de la ligne latérale à l'aide de cocaïne, éther, chloroforme, alcool, sur différentes espèces de Poissons : Tanches, Perches, Épinoches.

Il observe deux effets :

1^o Décoloration de la peau.

2^o Déséquilibre du Poisson une fois remis dans l'eau.

En mettant à part les phénomènes de décoloration qui ne nous intéressent pas, remarquons que ces quatre auteurs arrivent sensiblement aux mêmes résultats par des expériences diverses ;

ils obtiennent des phénomènes de déséquilibre, qu'ils interprètent du reste différemment.

Il me reste maintenant à montrer, par des expériences personnelles, qu'il y a, à la base de ces expériences, un grave défaut de technique, dû à l'oubli d'une précaution indispensable en la circonstance.

J'insiste tout d'abord sur ce fait que tous les phénomènes observés sont des phénomènes de déséquilibre. Or, est-il vraiment nécessaire, pour obtenir le déséquilibre du Poisson de léser sa ligne latérale ? Deux séries d'expérience vont me permettre de répondre. Dans la première série, les Poissons sont opérés par un procédé identique à celui qui a été employé par les expérimentateurs cités plus haut : les Poissons sont sortis de l'aquarium, opérés sur une table et remis en aquarium après l'opération. Dans la seconde série les Poissons sont opérés sous l'eau avec les précautions suivantes :

Pour pratiquer la section du nerf ou son extirpation, je laisse le corps de l'animal tout entier dans l'eau en le maintenant de la main gauche au fond d'un cristalliseur, et en opérant de la droite.

Je fais, près de l'opercule, une incision courte et nette, perpendiculaire à la ligne latérale et de 2 millimètres de profondeur environ. Entre les deux lèvres de la plaie, j'introduis les deux mors d'une pince pour saisir le nerf que je coupe du côté de la tête. Je tire lentement le bout périphérique qu'il est alors facile d'extraire lentement. L'opération ne laisse aucune trace visible.

S'il s'agit de cautérisations ou d'anesthésies, opérations qui ne peuvent se faire sous l'eau, je dispose le Poisson de façon que sa tête et ses branchies soient entièrement recouvertes. Il est alors facile de sécher le corps pour travailler au galvanocautère ou pour passer le long de la ligne latérale un tampon imbibé d'anesthésique.

Dans les diverses expériences que je vais rapporter, j'ai fréquemment employé le procédé de l'extirpation du nerf de la ligne latérale ou du nerf latéral. Ce procédé, à ma connaissance, n'a pas été utilisé : il est cependant fort simple. Après section, près de l'opercule, le nerf de la ligne latérale s'enlève

avec une extrême facilité : il suffit de tirer lentement avec des pinces. Ce procédé me semble plus démonstratif que la section simple ; s'il devait se produire vraiment perte d'équilibre après la destruction de la ligne latérale, cette extirpation permettrait de la mettre en évidence d'une façon nette. Nous allons voir que cette perte d'équilibre n'a pas lieu.

1^{re} série d'expériences. — Les Poissons sont extraits de l'aquarium et opérés sur une table (section du nerf de la ligne latérale ou cautérisation des organes suivant les cas), puis remis dans l'aquarium.

1. Truite. Résection du nerf sur une longueur de 3 centimètres sur un côté du corps. L'opération dure 3 minutes.

Remis dans l'eau, l'animal retrouve difficilement son équilibre, se tient au fond de l'aquarium et meurt six jours plus tard.

2. Tanche. Même opération. Même durée. Perte d'équilibre pendant quelques heures. L'animal survit.

3. Truite. Section des deux nerfs et extirpation suivant la technique précédemment indiquée. Durée : 2 minutes.

Déséquilibre momentané. Puis l'animal se met à nager normalement.

4. Truite. Extirpation des deux nerfs latéraux. Durée : 4 minutes.

Mouvements désordonnés de l'animal dans l'aquarium. Perte complète de l'équilibre. L'animal meurt le lendemain.

5. Truite. Cautérisation (au cautère électrique) de la ligne latérale sur un côté du corps. Durée : 3 minutes.

Perte d'équilibre. La Truite meurt le lendemain.

6. Truite. Cautérisation des deux côtés du corps : Durée : une minute et demie : léger déséquilibre, puis l'animal se remet à nager normalement.

7. Gardon. Anesthésie de la ligne latérale sur les deux côtés du corps par la stovaine (L'animal est séché au préalable, puis l'anesthésique est passé sur le corps à l'aide d'un pinceau, suivant la technique employée par CHARVOZ). Durée : 3 minutes.

Le Gardon remis dans son aquarium, perd son équilibre, puis se tient au fond, et meurt deux jours après.

8. Sargue. Extirpation de toutes les écailles latérales des deux côtés du corps. Durée : 4 minutes.

Déséquilibré et mort le lendemain.

Voici donc une première série d'expériences qui rappelle absolument les résultats obtenus par RICHARD, P. BONNIER et CHARVOZ. J'ai pris soin de faire sur différentes espèces de Poissons les mêmes expériences que ces auteurs, pour montrer que le résultat ne tient pas à l'espèce employée.

Passons maintenant à la seconde série :

Le mode opératoire est bien le même que précédemment, sauf que j'opère le Poisson en maintenant tête et branchies sous l'eau.

2^e série d'expériences :

9. Tanche. Extirpation du nerf sous l'eau. Durée : 3 minutes.

On rend la liberté à l'animal : il se met à nager aussi librement qu'avant l'opération. Rien de particulier dans son comportement. On ne constate de déséquilibre à aucun moment.

10. Carpe. J'enlève toutes les écailles de la ligne latérale sur les deux côtés du corps. Durée : 4 minutes. Après l'opération : nage normale : la carpe continue de vivre, sans aucune gêne dans sa locomotion.

11. Sargue. Extirpation des deux nerfs latéraux sous l'eau. Durée : 2 minutes.

Aucun déséquilibre.

12. Truite. Cautérisation de la ligne latérale sur un côté du corps.

La tête du Poisson est maintenue sous l'eau. Après l'opération la Truite continue de nager très normalement.

13. Truite. Anesthésie de la ligne latérale des deux côtés du corps, en laissant la tête sous l'eau. Durée : 4 minutes (L'anesthésique employé est l'éther). Pas de déséquilibre. La Truite nage très normalement (Je constate, après ces anesthésiques, les phénomènes de décoloration observés par CHARVOZ, mais je n'insiste pas sur ce fait, qui n'entre pas dans le cadre de mon travail).

14. Pagelle. Extirpation des deux nerfs latéraux. L'opération est assez longue (5 minutes). Le poisson, très vif, se débat et je le manipule plus brutalement que les précédents. La Pagelle relâchée présente des phénomènes de déséquilibre très nets pendant quelques instants, puis se remet à nager normalement.

15. Gardon. Section des deux nerfs latéraux et cautérisation

de la ligne latérale sur un côté seulement. Durée : 3 minutes.

Aucun trouble dans le comportement : l'animal nage comme avant l'opération.

En résumé, dans la première série d'expérience, nous avons :

8 Poissons chez lesquels j'ai détruit la ligne latérale par différents procédés. Huit fois, des phénomènes de déséquilibre se sont produits.

5 Poissons meurent des suites de l'opération.

Dans la deuxième série d'expériences :

7 Poissons opérés. Pas de phénomènes de déséquilibre. Tous survivent.

Ces deux séries d'expériences montrent bien que le déséquilibre du Poisson ne provient pas de l'opération faite sur son système latéral : section, extirpation, cautérisation ou anesthésie. Il provient tout simplement du fait que le Poisson a été mis hors de l'eau pendant un temps plus ou moins long et qu'il a subi un commencement d'asphyxie.

Une expérience de contrôle, d'ailleurs très simple, supprime toute discussion. J'extrait un Poisson de l'eau, je le place sur une table pendant 1, 2, 3, 4 minutes, sans lui faire subir aucune opération : le résultat est identique à celui qui a été obtenu dans la première série d'expériences : il y a déséquilibre et la durée de ce déséquilibre est bien fonction de la durée du séjour dans l'air.

On remarquera, en effet, que dans la première série de mes expériences, la Truite n° 4 qui a été opérée pendant quatre minutes paraît plus atteinte que celle qui porte le n° 3 et dont l'opération a duré seulement 2 minutes.

La première meurt, tandis que la deuxième, après un moment de déséquilibre continue de vivre.

Telle est l'une des raisons, et sans doute la raison principale, pour laquelle les expériences faites sur la ligne latérale ont provoqué des interprétations erronées. Le Poisson est extrait de l'eau, installé sur une table pour l'opération ; puis remis dans l'aquarium : on constate invariablement les mêmes résultats, perte d'équilibre, absence de contrôle des mouvements, bref, une série de phénomènes qui n'ont, en réalité, absolument rien à voir avec l'opération pratiquée, mais simplement avec le mode opératoire.

Si l'on ne veut introduire aucun facteur autre que le choc opératoire, il est donc indispensable de procéder comme je l'ai fait dans la deuxième série d'expériences.

Je conclus que la ligne latérale n'a pas pour fonction l'équilibration du Poisson. Son rôle doit être cherché dans une autre direction.

Ces considérations nous conduisent à la recherche du stimulus de la ligne latérale.

B. — Recherche du stimulus de la ligne latérale.

La recherche du stimulus des organes de la ligne latérale n'a vraiment été entreprise que depuis peu d'années, et je laisse de côté les essais, de peu d'importance du reste, qui ont été faits avant PARKER.

Dans une série de mémoires, en 1902, 1904, 1917, PARKER recherche à quelles excitations répondent les organes latéraux du Poisson. Il pose la question suivante :

« Quel est le stimulus normal des organes de la ligne latérale ? ».

L'auteur fait ses expériences sur un certain nombre d'espèces de Poissons, mais plus particulièrement sur *Fundulus heteroclitus*. Il compare les résultats obtenus sur des Poissons normaux et sur des Poissons opérés. L'opération consiste à placer des Poissons dans de l'eau contenant un peu d'éther, afin d'obtenir une anesthésie. Puis, par une incision et une ouverture dans les os du crâne, le V^e et le VII^e nerf sont coupés. Les Poissons, normaux et opérés, sont alors placés dans un aquarium et soumis à différents excitants.

Après avoir écarté, par diverses expériences, l'action de la lumière, la chaleur, la salinité, la nourriture, l'oxygénation, l'acide carbonique, la pression, les courants, les vibrations de fréquence élevée, l'auteur conclut, en se servant d'un appareil producteur de vibrations, que les organes latéraux des Poissons sont sensibles aux vibrations de faible fréquence ; et PARKER indique le chiffre de 6 par seconde qui lui semble le plus près de la réalité.

Nous nous éloignons sensiblement de ce chiffre si nous nous reportons aux travaux de MANNING (46) sur le même sujet.

Suivant cet auteur, la ligne latérale est une annexe de l'oreille. Se basant sur les travaux de BIGELOW (1904) qui avait démontré qu'un Poisson doré, le *Carassius auratus* pouvait percevoir des sons, MANNING en donne une démonstration plus complète. Il place dans l'eau d'un aquarium un récepteur téléphonique auquel il transmet des vibrations à l'aide d'un moteur électrique. Les Poissons, immobiles à l'état ordinaire, manifestent la perception des vibrations par des mouvements variés, très difficiles à interpréter correctement dit MANNING.

Ce résultat obtenu, l'auteur opère alors sur des Poissons dont il enlève l'utricule et les canaux semi-circulaires. Les animaux présentent des troubles de l'équilibration. On peut cependant constater, paraît-il, qu'ils répondent aux sons élevés et bas, mais pas aux sons intermédiaires.

Après destruction de la lagena et des saccules, les Poissons ne répondent plus aux sons élevés, 1376 à 2752 vibrations par seconde, mais ils perçoivent les sons intermédiaires et les sons bas.

Si l'on détruit tous les organes de l'ouïe, les Poissons perçoivent encore par la peau et les organes de la ligne latérale les sons bas seulement, jusqu'à 344 vibrations.

MANNING conclut que l'utricule sert à la perception des sons moyens et au-dessous. La lagena et le saccule sont sensibles aux sons élevés et la ligne latérale aux sons bas.

Cette différence d'opinions montre à quel point, les résultats des expériences sur la fonction de la ligne latérale sont délicats à mettre en évidence et à interpréter.

En dépit des précautions prises par les deux auteurs que nous venons de voir, quelques critiques s'imposent :

PARKER (58) a procédé de la façon suivante :

« Les Poissons, dit-il, étaient éthérisés par un séjour de quelques minutes dans de l'eau de mer contenant un peu d'éther et le cinquième et le septième nerf étaient alors coupés par une incision faite immédiatement en arrière de la tête : les quelques organes de la ligne latérale situés entre ces deux incisions, extirpés.

« Chez le Dog fish et le Skat l'opération était semblable, sauf que le V^e et le VII^e nerf étaient coupés plus facilement de l'intérieur (plafond) de la bouche que de l'extérieur ».

Cette technique permet évidemment de supprimer l'innervation des organes sensoriels de la ligne latérale, mais il ne faut pas oublier, comme je l'ai montré dans la partie anatomique, que ces nerfs ne sont pas exclusivement destinés à l'innervation des organes du système latéral de la tête; et c'est, sans doute, priver le Poisson d'un réseau nerveux important qu'à détruire deux nerfs dont quelques filets seulement vont se ramifier dans les organes sensoriels.

Les résultats sont faussés du fait qu'on introduit un facteur nouveau : la section du V^e et du VII^e nerf suffit à produire des perturbations qui n'ont rien à voir avec l'innervation des organes latéraux.

D'autre part, le chiffre de 6 vibrations par seconde semble un peu arbitraire; il est bien difficile de penser qu'un organe soit sensible à un nombre de vibrations fixe. On comprendrait plus facilement qu'il perçoive les vibrations entre deux limites et, à ce point de vue, l'expérience de MANNING semblerait plus conforme à la logique des faits.

Cependant dans les expériences de MANNING, il est un point délicat qui peut faire douter de la juste interprétation des résultats obtenus. MANNING va jusqu'à détruire entièrement l'organe auditif, même les canaux semi-circulaires et, cette opération effectuée, l'organe auditif étant mis absolument hors d'usage, l'auteur observe l'action des vibrations sur la ligne latérale. C'est peut-être un peu risqué, et il avoue lui-même, du reste, que les résultats sont difficiles à interpréter.

J'ai effectué quelques expériences sur plusieurs espèces de Poissons pour voir le résultat — au point de vue comportement — de la destruction de l'organe auditif : elle est concluante, en ce sens que j'ai toujours abouti à un déséquilibre, dès que j'ai touché les canaux semi-circulaires, et tous les phénomènes observés à partir de ce moment sont sujets à caution. L'importance du délabrement ne peut être négligée.

Telles sont les raisons pour lesquelles les expériences de PARKER et MANNING ne me semblent pas apporter de résultats suffisamment sûrs.

Il me reste maintenant à exposer les essais que j'ai effectués. Je crois avoir opéré avec une technique assez précise pour donner à mes expériences le maximum de garanties.

A l'aide d'un appareil, que je vais d'abord décrire, j'ai cherché quelle était l'influence des vibrations sur les organes sensoriels de la ligne latérale.

C. — Influence des vibrations sur les organes de la ligne latérale. L'appareil employé.

L'appareil qui m'a servi pour expérimenter sur la ligne latérale des Poissons m'a été obligeamment prêté par M. le Professeur LAPICQUE et mis au point par MM. LAUGIER et CHAUCHARD que je remercie vivement. L'appareil consiste en une lame vibrante dont les vibrations, entretenues électriquement, sont transmises à la surface de l'eau suivant des fréquences variables.

Il se compose (fig. 22) :

D'un électro-aimant (*e*) alimenté par un groupe d'accumulateurs (A). Cet électro-aimant, auquel est adjoint un condensateur (*c*), attire une lame vibrante (L) dont l'extrémité fixe est serrée entre les deux mâchoires d'un étau (E). Les déplacements de la lame sont réglés et limités par un régulateur (R) qui joue en même temps le rôle d'interrupteur de courant et permet à la lame de reprendre périodiquement sa position d'équilibre quand le courant ne passe plus.

Cet interrupteur communique les intervalles entre les passages du courant à un stylet (*s*) qui les enregistre sur un cylindre (*c*). Ce cylindre reçoit en même temps les unités de temps données par un chronographe (*ch*). Une simple lecture fournit ainsi le nombre de vibrations par secondes. Ce chronographe est alimenté par un accumulateur (A).

On fait varier le nombre de vibrations de la lame en fixant sur cette lame des masses de poids différents (*m*).

A l'extrémité libre de la lame se trouve un stylet (*p*) dont la pointe touche légèrement la surface de l'eau d'un aquarium (*q*) et transmet les vibrations.

Cet appareil était réglé de façon à produire un nombre de vibrations allant de 3 à 60 par seconde. Il fonctionnait sans bruit appréciable ; un interrupteur à main permettait de fermer et d'ouvrir le courant, l'observateur restant caché à la vue des Poissons contenus dans l'aquarium. L'observateur doit demeurer

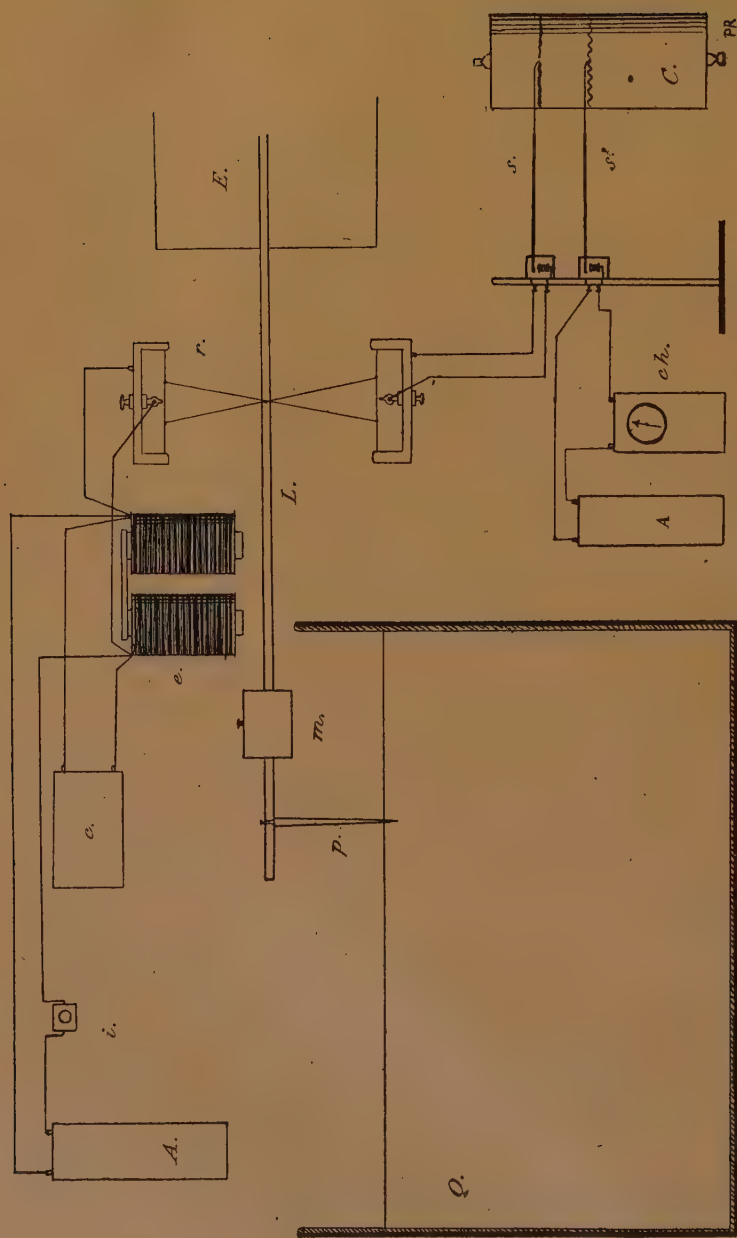


Fig. 22. — Appareil producteur de vibrations à la surface de l'eau.
 A, accumulateurs; *i*, interrupteur; *c*, condensateur; *e*, électroaimant; *r*, régulateur; E, Etau; L, lame vibrante;
m, masse de poids et de position variables; *p*, pointe vibrante; Q, Aquarium; *ch*, chronographe; *s*, stylet enre-
 gistrateur des vibrations; *s'*, stylet enregistreur des temps.

rer immobile : cette précaution est de toute importance, le moindre mouvement pouvant provoquer des réactions.

J'ai repris les expériences de PARKER (58-61) en me servant de l'appareil indiqué ci-dessus, et j'ai surtout cherché à voir :

1° Si les vibrations de faible fréquence avaient une action sur les organes de la ligne latérale ;

2° Si le résultat est le même quelle que soit la forme des organes ;

3° S'il y a un résultat lorsque les vibrations transmises à l'eau entrent ou non en interférence avec d'autres facteurs.

Les Poissons utilisés dans cette étude sont :

Des Épinoches qui possèdent des terminaisons sensorielles libres à la surface de la peau.

Des Carpes, Gardons, Tanches, Truites, toutes ces espèces ayant le corps recouvert d'écailles et les terminaisons sensorielles contenues dans le canal qui passe à travers les écailles.

Pour étudier les différences de réaction entre les Poissons normaux et ceux qui étaient privés des organes de la ligne latérale, j'ai employé les deux procédés décrits plus haut :

Extraction de la branche nerveuse de la ligne latérale et cautérisation des terminaisons nerveuses.

Ces opérations sont faites en prenant les précautions nécessaires pour qu'aucun facteur incident vienne fausser les résultats.

Pendant que l'appareil fonctionne, pour transmettre les vibrations à l'eau de l'aquarium, il faut prendre quelques précautions : éviter tout bruit extérieur et rester immobile, le moindre mouvement pouvant déclencher des réactions de la part des animaux. De plus j'ai remarqué que le résultat est nettement lié au nombre des Poissons mis en expérience ; ce nombre ne doit pas dépasser deux à trois.

D. — Résultat des expériences.

1) De nombreuses Épinoches ayant leur ligne latérale intacte sont réparties uniformément dans l'aquarium.

Je ferme le courant en faisant varier la fréquence des vibrations. Pour cela je fais des essais successifs, mais à des intervalles assez grands. (La fréquence est 4, puis 6, 10, 30, 40...)

A chaque série de vibrations les résultats sont identiques :

Mouvement de fuite d'ensemble au moment où la lame se met à vibrer, puis dislocation du groupe et indifférence. Il semble se produire une sorte d'accoutumance au mouvement vibratoire.

2) L'aquarium ne contient plus que deux Épinoches.

Fermeture du courant : les Épinoches qui étaient en mouvement s'arrêtent, descendent lentement vers le fond : puis se produit un phénomène d'inhibition totale, jusqu'à cessation des vibrations et même un moment après. Le résultat est identique avec 4, 10, 20 ou 40 vibrations par seconde.

3) Je prends des Épinoches ayant la ligne latérale détruite par le cautère électrique et auxquelles j'avais au préalable enlevé ou extirpé le nerf de la ligne latérale, de façon à supprimer le champ sensoriel latéral du corps de ces Poissons. Toutes les précautions, que j'ai indiquées plus haut, ont été prises et l'expérimentation n'a lieu que sur des Épinoches opérées la veille ou l'avant-veille.

Je fais vibrer la lame au-dessus de l'aquarium ; on remarque alors que les Épinoches ont un comportement semblable à celui qu'avaient les Épinoches intactes de l'expérience n° 2, mais cependant moins net : le mouvement de descente se fait plus lentement et l'immobilité des Poissons pendant la marche de l'appareil n'est pas aussi absolu. Enfin le nombre de vibrations ne change rien.

4) Même expérience que précédemment, mais avec des Épinoches dont j'ai détruit l'organe auditif dans sa région la plus externe. Je laisse la ligne latérale intacte. L'attitude de ces Poissons pendant le fonctionnement de l'appareil, est, à peu de chose près, celle de l'expérience 3.

5) Épinoches auxquelles on a fait subir deux opérations : cautérisation de la ligne latérale et destruction de la région externe de l'appareil auditif.

Cette fois nous n'avons plus aucune réaction ; les Épinoches se déplacent comme si les vibrations ne se produisaient pas.

Il faut cependant noter que leur équilibre est intact. On en obtient la rupture en détruisant complètement l'appareil auditif et les canaux semi-circulaires.

Voilà pour les Epinoches. Passons aux Poissons dont les terminaisons sensorielles latérales sont contenues dans les canaux des écailles. J'ai déjà indiqué que ces Poissons étaient :

des Carpes, Gardons, Tanches et Truites. J'ai également essayé avec des Anguilles.

Chacune de ces espèces a été étudiée séparément. Carpes, Gardons, Tanches, Truites étaient placées dans l'aquarium par groupes de 2 à 6 individus normaux, puis l'expérience commençait avec un nombre variable de vibrations. Pour chacune de ces espèces, j'ai pu constater que les vibrations de faible fréquence (2 à 60 par seconde) étaient sans action appréciable sur le comportement des individus ; ils paraissent s'habituer très vite à cet ordre de fréquence, tandis que des chocs ou des bruits d'une plus grande intensité, mais *non entretenus*, produisent un effet immédiat que, seule, la destruction des organes auditifs fait disparaître.

Si on soumet à l'action de l'appareil vibratoire des Carpes, des Gardons, des Perches, dont la ligne latérale a été cautérisée ou dont le nerf de la ligne latérale a été enlevé, on ne constate aucune différence de comportement entre eux et les Poissons normaux. J'ai répété l'expérience un très grand nombre de fois et le résultat a toujours été négatif.

Il n'en est pas de même, si je prends de toutes jeunes Truites chez lesquelles les écailles ne sont pas encore formées et chez lesquelles, par conséquent, jusqu'à l'âge de 3 mois, les organes latéraux sont libres à la surface de la peau et ressemblent à ceux des Epinoches.

Je place ces Truitelles dans l'aquarium à expériences. La lame vibre : j'observe, à chaque fermeture de courant, des mouvements de fuite d'ensemble et des réactions très vives qui durent plus longtemps que celles obtenues avec les Epinoches. L'accoutumance est plus longue à se faire : elle se produit cependant au bout de quelques minutes.

Il ne m'a pas été possible, malgré de nombreux essais, de

détruire l'appareil latéral chez ces jeunes Poissons, beaucoup trop fragiles.

Il est très important de noter cette différence entre les résultats obtenus avec les jeunes dépourvus d'écaillés et les adultes. J'y reviendrai dans un instant.

* *

J'en viens, maintenant, à la deuxième question, celle de savoir ce qui se passe quand d'autres facteurs se surajoutent aux vibrations. Qu'arrive-t-il, par exemple, si l'on imprime des mouvements lents à la masse d'eau contenue dans l'aquarium ?

Ces mouvements sont produits, soit par une série de légères secousses communiquées à l'aquarium avant l'expérience (la masse d'eau acquiert un mouvement de balancement dont il est facile de régler le rythme), soit par une instabilité de l'aquarium qui bascule autour de son axe transversal.

Pour ces expériences, je me suis évidemment adressé aux Epinoches et aux jeunes Truites qui, seules, m'avaient donné des résultats positifs dans les expériences précédentes.

Dans ces conditions les vibrations de la lame n'ont plus aucun effet. Les Poissons semblent résister aux mouvements de l'eau comme pour conserver leur équilibre et se tiennent principalement dans les régions moyenne et profonde de l'aquarium. La destruction de leurs organes latéraux ne change en rien leur comportement.

Si je répète ces expériences avec les autres Poissons, les vibrations sont absolument sans effet et il faut, cette fois, des chocs et des bruits beaucoup plus intenses que précédemment pour voir les Poissons réagir.

Avant de quitter le domaine expérimental, il me reste encore à dire quelques mots sur le nerf latéral proprement dit. Toutes les expériences que nous venons de voir ont été faites en détruisant les organes ou le nerf de la ligne latérale chez le Gardon, Perche, Tanche. Comme nous l'avons vu dans la partie anatomique, page 12, ces Poissons ont leurs organes latéraux innervés par un nerf accessoire qui se détache du tronc latéral principal au niveau de l'opercule.

Chez l'Épinoche, existe également un nerf spécial pour les

organes sensoriels latéraux ; mais, dans le cas de la Truite, un seul nerf remplit les deux fonctions de nerf principal et de nerf accessoire ; il pourrait donc sembler, à première vue, que les résultats des expériences soient faussés du fait de la section d'un nerf qui fournit, à la fois des branches aux organes et à la peau de la région et aux muscles de la nageoire caudale.

Il n'en est rien : j'ai comparé les résultats obtenus par la section des nerfs latéraux proprement dits chez le Gardon et chez la Truite et voici le résultat que j'ai obtenu :

Il est extrêmement difficile de constater une différence de comportement. Sur un très grand nombre d'expériences, je n'ai pu arriver que bien rarement à constater un seul phénomène, en réalité bien vague : c'est une très légère insensibilité de la nageoire caudale qui, dans le cas de la section du nerf ou de la destruction des organes sensoriels, est moins sensible aux excitations mécaniques.

Ce qui est beaucoup plus facile à constater, c'est un phénomène de décoloration de la peau. La section du nerf, l'extirpation, la cautérisation des organes latéraux ou l'anesthésie sont toujours suivis d'une décoloration unilatérale ou bilatérale suivant les cas. Mais ces phénomènes n'entrent pas dans mon sujet ; ils ont été du reste très bien étudiés et mis en évidence par POUCHET et surtout par CHARVOZ (18) (p. 114).

Que faut-il dégager, pour l'instant, de ces expériences ?

1° Je constate, tout d'abord, une différence fondamentale entre les Poissons qui ont des organes sensoriels libres à la surface de la peau — tels que les Épinoches, et les Poissons dont la peau est recouverte d'écailles, à l'intérieur desquelles se trouvent les organes sensoriels : les premiers perçoivent les vibrations, les seconds y sont insensibles. L'histologie nous a appris que, chez les Épinoches, les organes sensoriels conservent leur forme de boutons épidermiques pendant toute la vie de l'animal et que, au contraire, chez le Gardon, la Truite, la Carpe, il se produit une évolution, une transformation, qui change non seulement l'aspect des organes latéraux, mais encore leur situation par rapport au milieu ambiant. D'organes libres, ils deviennent entièrement recouverts par les productions dermo-épidermiques, au moment de la formation des

écailles. La modification histologique qu'ils subissent supprime, en fait, leur fonction.

Un autre fait, très important, souligne la différence de résultats obtenus : la jeune Truite, dépourvue d'écailles et possédant encore des organes sensoriels enchassés dans son épiderme, perçoit les vibrations de la même façon que les Épinoches. Ce fait méritera d'être repris dans les conclusions générales.

2° La perception des vibrations ne semble pas liée au chiffre de 6 par seconde comme l'a indiqué PARKER pour *Fundulus Heteroclitus* : le Poisson perçoit de la même façon des vibrations qui s'échelonnent entre 2 et 60 vibrations par seconde.

Les réactions des Poissons aux vibrations sont très variables, mais font rapidement place à un phénomène d'inhibition.

3° Le rôle de la ligne latérale semble très secondaire : les Poissons qui, normalement, réagissent aux vibrations ont le même comportement et réagissent de la même façon que précédemment si on supprime les organes de la ligne latérale.

Enfin, il ne faut pas oublier qu'il s'agit là d'expériences de laboratoire. Si on cherche à se placer dans les conditions de vie du Poisson en faisant intervenir des facteurs ordinaires du milieu ambiant, les résultats deviennent négatifs. Il semble bien alors que l'appareil auditif soit le récepteur utile des vibrations de natures diverses qui se produisent autour du Poisson.

La seule destruction des organes latéraux n'empêche pas le Poisson de se précipiter sur la proie qui lui est lancée, ainsi que j'ai pu m'en rendre compte bien souvent.

On a invoqué la présence et le rôle de la ligne latérale pour expliquer la perception des vibrations causées par un objet : nourriture ou autre qui tombe dans l'eau, et la reconnaissance rapide de la direction à suivre pour parvenir au point de chute.

A ce sujet, la ligne de pêche très sensible, construite par MATOUT (47 et 48), et les conseils pratiques que donne cet auteur pour la pêche sont des plus intéressants, mais la sensibilité de l'organe auditif suffit pour expliquer la perception des vibrations de l'eau.

L'organe latéral ne joue pas ici le rôle de premier plan.

Si l'organe auditif des Vertébrés aériens, plus complexe dans sa structure que celui des Poissons, perçoit des sons, des

vibrations de l'air, celui des Poissons, par contre, placé en contact presque direct de l'élément liquide, dépourvu d'oreille externe et d'oreille moyenne perçoit, et suffit pour percevoir, ainsi que je l'ai montré, les vibrations et les modifications de pression dans l'eau.

Ceci n'exclut pas d'ailleurs l'intervention d'autres sens, tel que la vision, dont le rôle chez le Poisson est encore discuté.

Quant aux phénomènes de déséquilibre constatés par certains auteurs, je crois avoir suffisamment démontré qu'ils ne résultaient pas de la destruction des organes latéraux, ni de la section du nerf de la ligne latérale.

Ces résultats étant acquis par les deux séries d'expériences que je viens d'exposer, nous verrons quelle doit en être l'interprétation dans les conclusions générales.

Avec cette étude expérimentale de la ligne latérale, j'ai terminé l'examen des divers aspects du sujet qui m'occupe ici.

Au cours des différents chapitres j'ai raccordé un certain nombre de faits : il me reste maintenant à les examiner dans leur ensemble et à dégager les conclusions que je crois pouvoir en tirer.

VII. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Au cours des chapitres précédents, il est apparu clairement que la question de la ligne latérale se présente sous un jour nouveau.

Les organes latéraux des Poissons étaient considérés jusqu'ici comme des organes sensoriels résultant du développement de la placode épibranchiale du Vague, et de « l'envahissement du tronc par des éléments d'origine céphalique », suivant la formule de BÉARD.

Suivant PARKER et MANNING, ces organes latéraux seraient sensibles aux vibrations de faible fréquence. Enfin, le système sensoriel latéral était considéré comme fonction de la vie aquatique, puisqu'il existe également chez les Batraciens Urodèles aquatiques et les larves des Anoures.

En reprenant l'étude aux points de vue anatomique, histologique, embryologique et expérimental j'arrive aux résultats que voici :

A. — Rappel des résultats obtenus.

1. *Anatomie.* — a) Le système sensoriel latéral du corps est innervé par une branche particulière du Vague et il y a lieu de distinguer d'une part, un nerf latéral à la fois moteur et sensitif, absolument constant et se distribuant à la musculature du corps et aux muscles de la nageoire caudale, d'autre part un nerf de la ligne latérale, exclusivement destiné à la sensibilité des organes. Ce nerf est variable dans sa position et sa longueur (Voir p. 23).

b) Il existe, chez le Poisson adulte, des relations entre la moelle épinière et le système latéral du corps. BAUDELLOT l'avait montré chez les Cyprins et les Brochets. Je les ai mis en évidence chez la Truite, le Gardon (p. 29).

c) Les canaux latéraux ne sont pas liés au système sensoriel latéral. L'exemple de l'*Entelurus æquor*, dont j'ai précisé la forme du corps, la disposition des plaques dermiques et celle des organes de la ligne latérale, montre que des canaux latéraux peuvent exister sans organes sensoriels (p. 30).

d) Enfin, les organes sensoriels latéraux offrent cette particularité de conserver leurs dimensions particulières chez l'alevin, pendant tout son développement. Leur développement morphologique ne suit donc pas celui du corps (p. 34).

2. *Histologie.* — J'ai montré par plusieurs exemples qu'il n'y avait pas lieu de faire une classification des organes latéraux, mais qu'en réalité, les Poissons se répartissent, à ce point de vue, en deux groupes :

a) Les Poissons à écailles dont les organes latéraux, libres à la surface de la peau chez le jeune, s'enfoncent dans les teguments après la formation des écailles. Exemple : Truite.

b) Les Poissons à peau nue, sans écailles, chez lesquels les organes sensoriels restent libres à la surface de l'épiderme pendant toute la vie de l'animal. Ils sont absolument comparables aux organes des jeunes du groupe précédent (p. 45). Exemple : Épinoche.

3. *Embryologie.* — J'ai indiqué qu'il y a deux périodes de l'évolution pour les organes sensoriels du corps des Poissons (p. 50) :

a) Une période embryonnaire aboutissant à la formation de boutons sensitifs libres à la surface du corps.

b) Une deuxième période post-embryonnaire, qui se place, chez les Téléostéens, au moment de la formation des écailles et aboutit à la disposition définitive. Cette disposition consiste en un retrait de l'organe à l'intérieur de l'épiderme et aboutit à son atrophie.

D'autre part, j'ai mis en évidence trois faits qui me paraissent importants :

a) A chaque organe primitif, au moment de la formation, correspondent, d'une façon à peu près constante, 2 boutons sensitifs. L'un d'eux disparaît au moment de l'éclosion de l'alevin (p. 52).

b) La moelle épinière prend part à la formation des organes sensoriels. Tout se passe comme si elle déterminait la disposition de ces organes à intervalles réguliers, tout le long du corps. Les relations entre la moelle épinière et les organes latéraux, qu'on retrouve chez l'adulte, sont probablement des restes de ces relations embryonnaires (p. 52).

c) La formation des écailles, chez la Truite, débute par les écailles de la ligne latérale. A chaque organe sensitif correspond la formation d'une écaille latérale ; on a ainsi une rangée à partir de laquelle se formeront les autres rangées d'écailles (p. 56).

4. *Physiologie.* — J'ai montré que la destruction de la ligne latérale, par quelque procédé qu'on l'obtienne, est sans effet sur l'équilibre de l'animal, pourvu qu'on opère d'une façon convenable en permettant au Poisson de respirer normalement (p. 61). En ce qui concerne l'influence de vibrations de faible fréquence, mes résultats montrent que la sensibilité, toute relative d'ailleurs, des organes aux vibrations est subordonnée à la présence d'organes libres à la surface de la peau, et que les Poissons à écailles ne sont nullement sensibles à ce facteur (p. 71).

Ce résultat est d'autant plus certains qu'il correspond aux constatations anatomiques et histologiques.

B. — Vue d'ensemble.

Les différents résultats que je viens d'indiquer, nous mettent donc en face des faits suivants :

Les organes sensoriels latéraux du corps des Téléostéens ne sont sensibles aux vibrations qu'à l'état de boutons sensitifs enchassés dans l'épiderme et en contact direct avec le milieu extérieur. Encore cette sensibilité est-elle très faible.

Peu de Poissons adultes possèdent cette disposition : nous avons vu que ce sont des Épinoches, des Gobius, et des Baudroies.

Cependant tous les Poissons téléostéens ont des organes sensoriels libres avant la formation de leurs écailles et perçoivent, pendant cette période, les vibrations.

Il faut donc considérer que les organes sensoriels latéraux du corps ayant la forme de boutons sensitifs et non contenus dans les écailles ont un rôle sensoriel. Ils perçoivent des vibrations et semblent être une « annexe de l'organe auditif ». Cette conclusion est d'accord avec l'anatomie ; nous avons vu en effet que la branche nerveuse de la X^e paire, qui innerve les organes latéraux, est en relation avec le centre acoustique.

Quant aux Poissons adultes, dont les organes sont renfermés à l'intérieur des écailles, leur sensibilité serait à peu près nulle : ce sont des organes enkystés : dans bien des cas, du reste, leurs éléments cellulaires sont en dégénérescence, principalement chez des individus âgés et la perforation des écailles qui doit assurer la communication de l'organe avec le milieu extérieur est souvent oblitérée.

J'ai rencontré quelquefois des parasites ou des commensaux dans ces ouvertures des écailles latérales : notamment un Rotifère dans une écaille latérale de Cyprin. On m'a même signalé le cas de nombreux Poissons de mer capturés en Méditerranée ayant leurs écailles latérales occupées par des parasites divers ⁽¹⁾.

Me fondant sur les résultats acquis au cours de ce travail et sur les données histologiques et embryologiques, je pense qu'il faut considérer le système des organes sensoriels latéraux du corps des Téléostéens comme un vestige de système sensoriel — d'origine métamérique — et qui devait être développé chez des organismes dépourvus de productions dermo-épidermiques.

Cette disposition, nous la retrouvons encore aujourd'hui chez les jeunes Téléostéens, jusqu'au moment de la formation des

(¹) Indication verbale de M. BAILLY, Laboratoire Arago, Banyuls-sur-mer.

écailles et chez quelques formes particulières dont l'épiderme reste nu pendant toute la vie de l'animal.

La paléontologie ne peut, ainsi que je l'ai montré (p. 36), nous fournir aucun renseignement utile à ce sujet.

Les modifications que subissent les organes latéraux (développement post-embryonnaire) sont dues à la formation des écailles, qui provoquent un retrait de l'organe et paralysent en quelque sorte sa fonction.

Si l'emplacement et la forme définitive des organes étaient liés au développement des canaux latéraux, nous devrions les trouver constitués de la même façon chez les Poissons à écailles et chez ceux qui n'en ont pas. Or, il n'en est rien : le système de canaux latéraux est indépendant du système sensoriel (voir p. 33).

Je me résumerai en disant que l'organe sensoriel du Téléostéen adulte, au corps recouvert d'écailles, n'est plus qu'un organe rudimentaire, mais un organe dont l'évolution et les phases de développement sont toujours assurées, parce qu'il est encore fonctionnel, tant que le squelette dermo-épidermique n'existe pas.

C. — Comparaison avec le système latéral des Batraciens

Avant de terminer, il me reste quelques mots à ajouter sur l'adaptation du système sensoriel latéral à la vie aquatique.

On sait que les organes sensoriels latéraux existent, non seulement chez les Poissons, mais aussi chez tous les Batraciens pérennibranches et les larves aquatiques de tous les Caduci-branches. On a voulu tirer de cela que le système sensoriel latéral était adapté à la vie aquatique.

La plupart des Batraciens aquatiques possèdent, en effet, comme les Téléostéens *jeunes*, c'est-à-dire dépourvus d'écailles, des organes sensoriels libres à la surface de la peau.

Chez les larves, il n'y a qu'une bande latérale, qui se dédouble ensuite chez l'adulte pour en former définitivement 3.

Nous avons vu que chez la Truite, au contraire, des deux lignes d'organes latéraux primitivement formées, il n'en subsistait qu'une seule chez l'adulte.

Le système latéral n'est donc pas moins développé chez les Batraciens que chez les Poissons.

Prenons l'exemple du Triton.

Il possède dans son épiderme des organes sensoriels en tous points semblables à ceux de l'Épinoche par exemple (fig. 23). Or, chez ce Batracien, l'organe sensoriel éprouve des modifications histologiques périodiques.

« Au moment où va se produire le sommeil hivernal, les

« cellules constitutives de l'or-

« gane s'aplatissent : les cellules

« de soutien et de recouvrement,

« kératinisées deviennent forte-

« ment adhérentes entre elles.

« Les cellules et les nerfs qui s'y

« rendents'atrophient, tandis que

« les nerfs de sensibilité géné-

« rale qui pénètrent dans la pa-

« roi de l'organe subsistent. Au

« moment du réveil printanier,

« l'organe revient à l'état initial »

(E. PERRIER) (62).



Fig. 23. — Coupe médiane d'un bourgeon sensoriel cutané de *Triton cristatus* (schématique) (Maurer) (E. Perrier, *Traité de Zoologie*, fasc. VII. Les Batraciens, fig. 1943, p. 2803).

s, cellules sensorielles ; t, cellules de soutien ; p, cellules périphériques de protection ; pa, papille du bourgeon avec son nerf n et ses vaisseaux v ; nc, nerfs de sensibilité cutanée.

Ce n'est donc pas chez cet animal, le fait direct de l'adaptation à la vie terrestre qui provoque une modification des organes latéraux. C'est une modification de son épiderme, une « kératinisation ».

Chez les Grenouilles, les organes sensoriels latéraux ne subsistent pas à l'état de bourgeons externes, mais se transforment

en taches tactiles, par suite de la même kératinisation de l'épiderme.

Nous voyons donc que, chez les Batraciens, comme chez les Poissons, les organes sensoriels latéraux se transforment lorsque se produisent les modifications épidermiques qui surviennent pendant la vie de l'animal. Il n'y a pas là une action directe du facteur ; « changement de milieu », aquatique ou terrestre.

Loin de considérer le système sensoriel latéral comme un appareil nerveux placé sous la dépendance directe du milieu

aquatique, et par conséquent développé principalement chez le Poisson, il faut plutôt penser que son rôle est subordonné à une série de conditions qui peuvent être réalisées aussi bien chez le Batracien que chez le Poisson, mais sa dégénérescence peut également se produire chez le Poisson et chez le Batracien.

D'autre part, nous n'assistons pas à une dégénérescence progressive en allant des Poissons vers les Batraciens, mais, dans chaque groupe, les organes peuvent ou rester fonctionnels ou subir une évolution qui les transforme en organes rudimentaires.

Quant à chercher dans les organes latéraux l'origine des productions épidermiques des groupes plus élevés en organisation, nous n'y pouvons penser.

Le développement de la plume ou du poil, chez des groupes zoologiques complètement différents de ceux que nous venons de voir, se produit sous l'influence d'un complexe de conditions qui n'ont aucun point commun avec le développement du système des organes sensoriels latéraux.

N'oublions pas surtout que les organes latéraux sont des organes nerveux et qu'il est assez difficile de les rapprocher des simples productions de revêtement de l'organisme. Et laissons les organes de la ligne latérale à leur place, dans les espèces où des facteurs de toute sorte peuvent favoriser leur rôle ou l'entraver.

BIBLIOGRAPHIE

1. ALLIS (E. P.). — The Anatomy and development of the lateral line system in *Amia Calva*. *Journ. of Morph.* Vol. II. Boston, 1889.
2. ALLUAUD (Ch.). — Mission scientifique de Ch. ALLUAUD en Afrique orientale (juin 1903-mai 1904). Voir : PELLEGRIN.
3. ARANBOURG. — *Les Poissons de Licata*. Annales de Paléontologie. L. XIV, 1925.
4. BALFOUR (M. F.). — *Traité d'Embryologie et d'Embryogénie comparée*, t. II. Paris, 1883.
5. BALLANTYNE (B. A.). — The continuity of the Vertebrate nervous system. Studies on *Lepidosiren paradoxa* (*Transactions of the Royal Society of Edimburgh*). Vol. III, n° 32, 1925.
6. BAUDELLOT (E.). — *Recherches sur le système nerveux des Poissons*. Masson. Paris, 1883.
7. BAUDELLOT. — Recherches d'anatomie et de physiologie comparées (observations sur les origines de la branche operculaire du nerf latéral du pneumogastrique de quelques Poissons). *Bull. de la Soc. des Sc. Nat. de Strasbourg*, 1869.
8. BEARD. — On the segmental sense organs of the lateral line, and on the morphology of the Vertebrate auditory organs. *Zoologischer Anzeiger*. Vol. VII, nos 161-162, 1884.
9. BERNARD (F.). — *Paléontologie*, 1893.
10. BERTIN (L.). — Recherches bionomiques, biométriques et systématiques sur les Epinoches (Gastérostéidés). *Annales de l'Institut Océanographique*, t. II, fasc. I, 1925.
11. BONNIER (P.). — Sur le sens latéral. *C. R. Soc. Biol.*, 1896. S. 10, t. III.
12. BOULENGER. — Les Batraciens, 1 vol. *Encyclopédie scientifique*, 1910.
13. BRACHET (A.). — *Traité d'embryologie des Vertébrés*. Masson. Paris, 1921.
14. BREHM. — *Les Merveilles de la Nature*. Les Poissons.
15. BULLIARD et CHAMPY. — *Abrégé d'Histologie*. Masson, 1922.
16. CATOIS. — Histologie et Anatomie de l'Encéphale chez les Poissons. *Thèse de la Fac. des Sc. Paris*, 1901.
17. CHARVOZ. — Recherches biologiques expérimentales sur les fonctions sensorielles et psychiques des Téléostéens. *Thèse de la Fac. des Sc. Paris*, 1926.
18. — Influence de l'anesthésie de la ligne latérale sur la variation chromatique des poissons. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCII, mars 1925.
19. CHATIN. — *Les organes des sens dans la série animale*. Baillière, 1880.
20. CHEVEY. — Recherches sur l'embryogénie de la Perche et du Bar. *Thèse de la Fac. des Sc. Paris*, 1925.
21. CHEVREL. — Sur l'anatomie du système grand sympathique des Elasmobranches et des Poissons osseux. *Thèse de la Fac. des Sc. Paris*, 1889.

22. CLIGNY. — Vertèbres et cœurs lymphatiques des Ophidiens. *Thèse de la Fac. des Sc. Paris*, 1899.
23. COLE. — Observations on the structure and morphology, of the cranial nerve and lateral sense organs of fishes; with special reference to the genus *Gadus*. *Transactions of the Linnean Society of London*, 2^e serie. Vol. VII Zoology, 1898.
24. CUVIER. — Leçons d'anatomie comparée. T. II, Les organes des sensations. Paris, an VIII.
25. DEAN. — Fishes living and fossil. *Columbian university biological series*. London, 1895.
26. DIMITRESCO (Horia). — Sur l'innervation des organes de la ligne latérale chez *Scyllium canicula*. *Archives d'anatomie, d'histologie et d'embryologie*, t. VI, 1926-27.
27. ESCHER (Konrad). — Das Verhalten der Seitenorgan der Wirbeltiere und ihrer Nerven beim Uebergang zum Landleben. *Acta Zool.*, VI, 1925.
28. FEE (F.). — *Recherches sur le système latéral du nerf pneumogastrique des Poissons*. Strasbourg, 1869.
29. FINKLER (W.). — Kopftransplantation an Insekten. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Mech.* I. G., 1923.
30. FRISCH (K. v.). — Ein Zwergwels, der kommt, wenn man ihm pfeift. *Biol. Zentralb.*, XLIII, 1923.
31. GARMAN (S.). — On the lateral canal system of the Selachia and Holocephala. *Bull. of the Museum of Comparative Zool. at Harvard college*. Vol. XVII, n° 2. Cambridge, 1884.
32. GEGENBAUR. — *Manuel d'anatomie comparée*. Traduit par Vogt. Paris, 1874.
33. GLEY. — *Physiologie*, 5^e éd., 1927.
34. GUITEL (F.). — Recherches sur la ligne latérale de la Baudroie. *Arch. de Zool. exp. et générale*, 2^e série, t. IX, 1891.
35. GUNTHER. — *An introduction to the study of fishes*, 1880.
36. HAUG. — *Traité de Géologie*, 1920.
37. HENNEGUY. — Embryogénie de la Truite. *Thèse de la Fac. des Sc.*, 1889.
38. HERTWIG (O.). — *Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere*. Vol. III. Drittes Kapitel : Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane von Wilh. Krause. Jena, 1906.
39. HOVELACQUE. — *Anatomie des nerfs craniens et rachidiens et du système Grand sympathique*. Paris, Doin, 1927.
40. JOLEAUD. — *Eléments de Paléontologie*. Paris, 1923.
41. KAMAKICHI KISHINOUE. — Contribution to the comparative study of the so-called Scombroïd fishes. *Journal of the College of Agriculture*. Vol. VIII, n° 3. Imperial University of Tokyo, 1926.
42. LANGERON. — *Précis de Microscopie*, 4^e éd., 1925.
43. LEREBoullet. — Recherches sur le développement de la Truite. *Ann. Sc. Nat.*, 4^e série Zool., t. XVI.
44. LOEB. — *La dynamique des phénomènes de la vie* (Traduit par DAUDIN et SCHAEFFER). Alcan, 1918.
45. MAC CLURE (Charles F. W.). — The development of the lymphatic system in fishes with special reference to its development in the trout. *Memoirs of the Wistar Institute of Anatomy and Biology*, n° 4. 1926.
46. MANNING (F.-B.). — Hearing in the goldfish in relation to the structure of the ear. *Journ. of experimental Zool.* LXI, 5-20 1924.

47. MATOUT. — La pêche et les sens des Poissons. *Revue d'Hist. Nat. appliquée*, 1^{re} partie. Vol. IV, nos 10 et 11, oct. 1923 et nov. 1923.
48. — Théorie tactile de la ligne flottante. *Revue d'Hist. Nat. appliquée*, 1^{re} partie. Vol. III, no 6, juin 1922.
49. MAY (Raoul). — The relation of nerves to degenerating and regenerating taste buds. *Journ. Exper. Zool.* Vol. 42, no 4, oct. 1925.
50. — Rapport des nerfs avec la dégénérescence et la régénération des papilles gustatives. *C. R. Ac. Sc.*, 16 février 1925.
51. MILLOT (J.). — Contribution à l'histophysiologie des Aranéides. *Thèse de la Fac. Sci. Paris*, 1926.
52. M'DONNEL. — On the system of the lateral line in fishes. *Transactions of the Royal Irish Academy*, Vol. XXIV, 1862.
53. M'INTOSH (W. C.). — On the development and Life-Histories of the Teleostean food and other fishes. *Trans. Roy. Soc. Eding.* Vol. XXXV. Part. III.
54. — and PRINCE (E. E. B. A.). — On the development and life histories of the Teleostean food and other fishes. *Trans. Roy. Soc. Eding.* Vol. XXXV. Part. III.
55. MILNE-EDWARDS. — *Leçons sur la Physiologie et Anatomie comparée de l'homme et des animaux*. Tome X.
56. MITROPHANOW (P.). — Etude embryologique des Sélaciens. *Arch. Zool. Exp. et gén.*, 3^e série. Tome I. 1893.
57. MOREAU. — *Histoire naturelle des Poissons*, 1891.
58. PARKER (G. H.). — The function of the lateral line organs in fishes. *Bull. of the Bureau of fisheries*, 1904-1905. Vol. XXIV.
59. — Hearing and allied senses in fishes. *Bull. U. S. Fish. Commission*. Washington, 1902-1904.
60. — Structure and function of the ear of the squiteague. *Bull. U. S. Bureau of fisheries*. Wash. 1908, t. XXVIII.
- 60 bis. — The function of the lateral line organs in fishes. *American Naturalist*. Boston, 1904, t. XXXVIII.
61. PELLEGRIN (J.). — Mission scientifique de CH. ALLUAUD en Afrique orientale. II. Systématique. *Mémoires de la Société zoologique de France*, 1904.
62. PERRIER (Ed.). — *Traité de Zoologie*. Fasc. VI. Les Poissons. Paris, Masson, 1903.
63. — Les Batraciens. Fasc. VII, 1925.
64. POUCHET. — Des changements de coloration sous l'influence des nerfs (*Recueil des œuvres de Pouchet*). Publication de la Société de Biologie. Paris, 1902.
65. POWRIE (J.) and RAY LANKESTER. — A monograph of the fishes of the old red sandstone of Britain. *The paleontographical society*, 1868.
66. RABAUD (E.). — Le sens de l'équilibre et les organes de l'équilibre. *Journal de psychologie*, mai 1924.
67. — *La Teratogénèse*. Paris, Douin, 1914.
68. — *Eléments de biologie générale*. Paris, Alcan, 1920.
69. RAY LANKESTER. — *A treatise on Zoologie*. Part. IX. Vertebrates. London, 1909.
70. RICHARD (J.). — Sur les fonctions de la ligne latérale du Cyprin doré. *C. R. Soc. Biol.*, 1896.
71. RODE (P.). — Histologie des organes de la ligne latérale. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCHH, 1925.

72. — Ligne latérale et nerf latéral. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCIV, 1926.
73. — La ligne latérale de la Centrine. *Bull. Museum Hist. Nat.*, 1926, n° 6.
74. — Sensibilité de la ligne latérale aux vibrations. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCVI, 1927.
75. — L'appareil sensoriel latéral des Poissons fossiles. *Bull. Soc. Zool. de France*, t. LII, n° 4, 1927.
76. ROULE. — *L'embryologie comparée*, 1894.
77. — *Anatomie comparée*, 1898.
78. — *Les Poissons et le monde vivant des eaux*. Paris, 1925.
79. RYDER (J.-A.). — A contribution to the embryography of osseous fishes, with special reference to the development of the Cod. *Annual report of the commissioner of fishes and fisheries for 1882*. Washington, 1884.
80. SCHIEMENZ (F.). — Ueber den Farbensinn der Fische. *Zeitschrift f. vergleichende Physiologie*. I. 175-220, 1924.
81. SEDE DE LIÉOUX (Paul de). — Recherches sur la ligne latérale des Poissons osseux. *Thèse de la Fac. Paris*, 1884.
82. STENSIO (E. A. son). — On the head of the Macropetalichthyids with certain remarks on the head of the other Arthrodires. *Field Museum of Natural History. Publication 232. Geological series*. Vol. IV, n° 4, 1925.
83. SZCZAWINSKA (W.). — Recherches sur le système nerveux des Sélaciens. *Archives de Biologie*, t. XV, 1897.
84. TRAQUAIR. — Structure of *Coccosteus decipiens*. *Annals and Magazine of Natural History*. Sixth series. Vol. V, n° 26, 1890.
85. — On the structure and classification of the Asterolepidæ. *A. and M.* Sixth series. Vol. II, 1888.
86. VIALLETON. — *Éléments de morphologie des Vertébrés*. Doin, 1911.
87. VOGT et YUNG. — *Traité d'Anatomie comparée*, t. II. Vertébrés, 1894.
88. VRTELOWNA (S.). — Sur les changements de couleur de la peau chez les Batraciens anoures privés de la vue. *C. R. Soc. Biol.* XC, 1924.
89. WODWARD (S.). — Note on some cretaceous Clupeoid fishes with pectinated scales. *Annals and Magazine of Natural history*. Ser. 7. Vol. III. June, 1869.
90. — *Catalogue of fossil fishes in the British Museum*. Part. II, 1895.
91. ZITTEL. — *Text-Book of Paleontology*. Vol. II. London, 1902.
-

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Botanique : Structure du noyau dans la cellule végétale.

Géologie : Les^e Dipneustes.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 12 juillet 1928.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,
CH. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER .

Le Recteur de l'Académie de Paris.

S. CHARLÉTY.

PLANCHE I

PLANCHE I

Fig. 1. — Organe latéral d'un alevin de Truite à éclosion. Prép. : 37. O. K.
E, cellule épidermique ; C, canal latéral ; B, cellule basale ; St, cellule de soutien ; S, cellule sensorielle.

Fig. 2. — Organe sensoriel latéral de l'Epinoche. Prép. : E. S. 3.
E, épiderme ; N, nerf latéral ; F, filet nerveux allant du nerf à l'organe.

Fig. 3. — Organe sensoriel de l'Anguille montrant un capillaire avec des globules.

TC, tissu conjonctif ; CS, cellules sensorielles de l'organe ; G, globule.

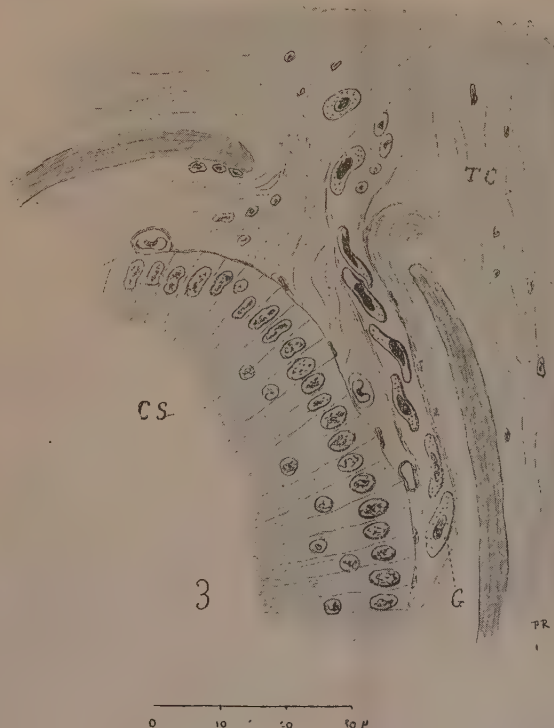
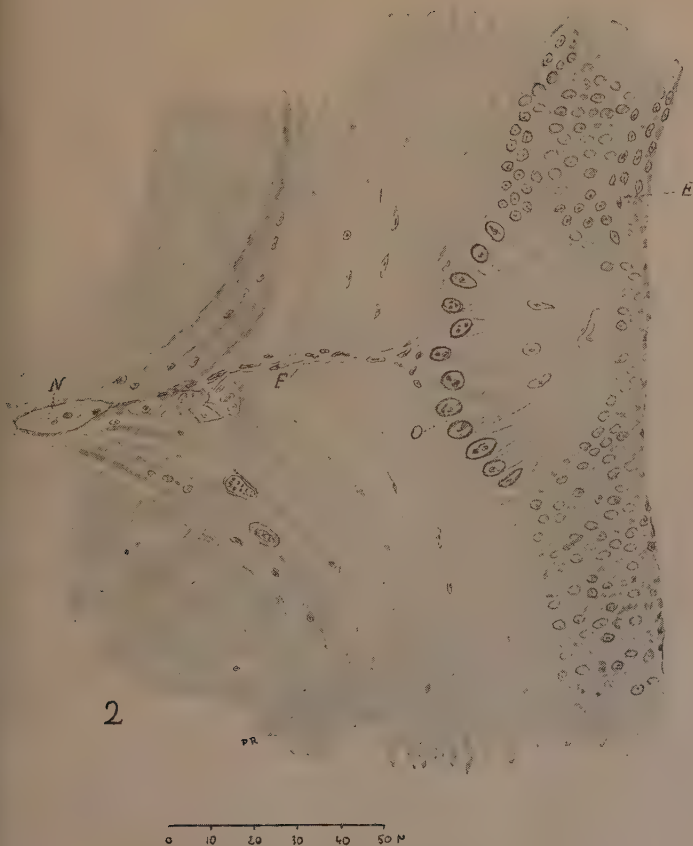
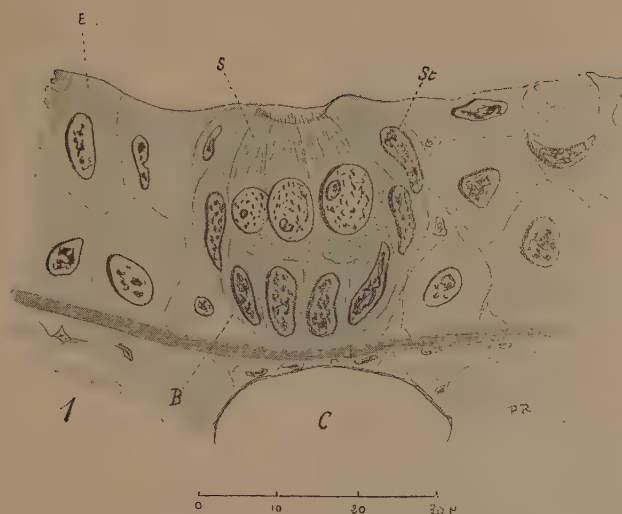


PLANCHE II

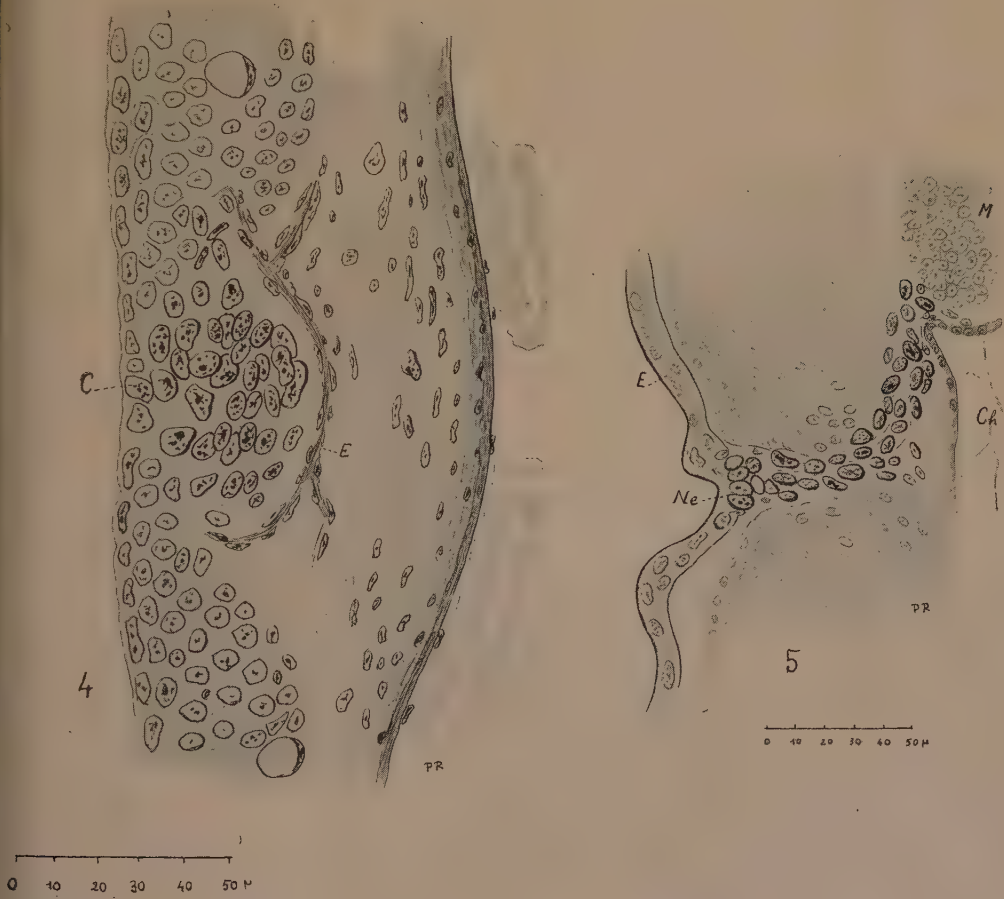
PLANCHE II

Fig. 4. — Stade de dédifférenciation des cellules sensorielles de l'organe latéral de la Truite (Prép. : n° 23, S. 3).

E, écaille latérale en voie de formation ; C, cellules de l'épiderme.

Fig. 5. — Relation entre la moelle épinière et l'organe sensoriel en voie de formation, chez la Truite (Prép. : 32. B. S. 3).

E, épiderme ; Ch, chorde dorsale ; M, moelle épinière ; Ne, cellules neuro-épithéliales.



P. Rode del.

Organe latéral des Téléostéens.

